The American Museum of Natural History

1869
THE LIBRARY

59.06(43)
ex

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH

Vol 41

EINUNDVIERZIGSTER BAND

MIT 325 FIGUREN IM TEXT UND 14 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1910

1694-34-3

11. 47875. Mch 3d

Inhalt des Einundvierzigsten Bandes

Erstes und Zweites Heft.

Ausgegeben am 17. Mai 1910.

Seite

Grenzen der Pleura-Säcke der Affen und des Menschen. Von Georg Ruge. (Mit 66 Figuren im Text) 1

Beobachtungen über das Relief der Hirnwindungen und Hirnvenen am Schädel, über die Venae cerebri und die Pacchionischen Granulationen bei den Primaten. Von H. Bluntschli. (Mit 16 Figuren im Text und Tafel I) 110

Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuß bei den Marsupialia, Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae. Von Erna Glaesmer. (Mit 36 Figuren im Text und Tafel II—IV) 149

Neue Mitteilungen über die Sternalis-Frage. Von Georg Ruge. (Mit 1 Figur im Text) 337

Drittes Heft.

Ausgegeben am 2. August 1910.

Untersuchungen über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Von A. J. P. v. d. Broek. (Mit 52 Figuren im Text und Tafel V u. VI) 347

Entwicklung und Bau des Urogenital-Apparates der Beutler und dessen Verhältnis zu diesen Organen andrer Säuger und niederer Wirbeltiere. Von A. J. P. v. d. Broek. (Mit 7 Figuren im Text und Tafel VII) . 437

Die Kopfregion der Amnioten. Morphogenetische Studien. (5. Fortsetzung) Von A. Fleischmann 469

Das Munddach der Schlangen und Schildkröten. Von Karl Thäter. (Mit 35 Figuren im Text und Tafel VIII und IX) 471

Viertes Heft.

Ausgegeben am 11. Oktober 1910.

Seite

Ein Rest des Haut-Rumpf-Muskels in der Achselgegend des Menschen — »Achselbogen«. Von Georg Ruge. (Mit 2 Figuren im Text) . . . 519

Über die Beteiligung des Musculus latissimus dorsi an Achselbogenbildungen beim Menschen. Von H. Bluntschli. (Mit 8 Figuren im Text) . . 539

Études sur les variétés de la colonne vertébrale. Von G. P. Frets. Avec 4 Figures dans le texte et Planche X et XI 558

Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. Von W. Felix. Mit 22 Figuren im Text 577

Die Kopfregion der Amnioten. Morphogenetische Studien. 6. Fortsetzung. Von A. Fleischmann 615

Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes. Von E. H. Pohlmann. Mit 40 Figuren im Text und Tafel XII—XIV 617

Über den Begriff »Gaumen«. Kritische Betrachtungen. Von A. Fleischmann. Mit 27 Figuren im Text 681

Verbindungen des Platysma mit der tiefen Muskulatur des Halses beim Menschen. Von Georg Ruge. Mit 9 Figuren im Text 708

Grenzen der Pleura-Säcke der Affen und des Menschen.

Von

Georg Ruge.

Mit 66 Figuren im Text.

Grenzen der Pleura-Säcke.

Die Ausdehnung der Pleura-Säcke ist durch diejenigen Stellen bestimmt, an welchen die verschiedenen Abschnitte der Pleura parietalis zusammentreffen, wo der eine Abschnitt in den andern sich umschlägt. Diese Umschlagsstellen treten in geschlossenen Linien auf; sie sind die Grenzlinien der Pleura-Säcke. Es lassen sich jederseits deren vier unterscheiden:

1. Vertebrale Grenzlinie. Sie bildet die Übergangsstelle des costo-vertebralen Blattes in das mediastinale Pleura-Blatt und liegt zur Seite der thoracalen Wirbel. Oben setzt sie sich zur Pleura-Kuppel und von ihr in die sternale Grenzlinie fort. Unten geht sie einerseits in die costale, andrerseits in die mediastinale Grenzlinie über.

2. Sternale Grenzlinie. Sie entspricht der Umschlagsstelle des costo-sternalen in das mediastinale Pleura-Blatt, liegt hinter dem Brustbeine oder bei lateraler Verschiebung hinter den Knorpelstücken sternaler Rippen. Die sternale Natur der Grenzlinie ändert sich in letzterem Falle in eine sterno-costale um. Abdominalwärts ist sie in der Nähe des Schwertfortsatzes einerseits in die costale, andrerseits in die mediastinale Grenzlinie fortgesetzt.

3. Costale Grenzlinie. Sie fällt mit der Umschlagsstelle der Pleura costalis in die Pleura diaphragmatica zusammen: sie liegt hinter den Knorpelspangen der letzten Sternalrippen und der frei endigenden Rippen, und zwar oberhalb des costalen Zwerchfell-

Ursprunges. Hinter dem Brustbeine gehen sternale sowie mediastinale Grenzlinien in sie über. Dorsal setzt sie sich in die vertebrale und in die mediastinale Grenzlinie fort.

4. Mediastinale Grenzlinie. Sie kommt durch den Übergang der Pleura mediastinalis in die Pleura diaphragmatica zustande. Dorso-ventral gestellt, ist sie an das Zwerchfell gebunden. Hinter dem unteren Brustbein-Abschnitte geht sie in die sternale und in die costale, vor der Wirbelsäule in die costale und die vertebrale Grenzlinie über.

Sternale und costale Grenzlinien liegen der Innenfläche der vorderen, seitlichen und hinteren Wandung des Brustkorbes an. Sie besitzen engere Beziehungen zueinander, indem die sternale Grenzlinie durch laterale Verlagerung einen unmittelbaren Übergang in die costale Grenzlinie vermitteln kann. Wenn aus einem solchen Befunde eine mehr einheitliche, sterno-costale Grenzlinie sich einstellt, so bleibt doch die Abgrenzung der einen von der andern Grenzlinie durch die kennzeichnenden Übergänge der angegebenen Pleura-Abschnitte ineinander erhalten. Da die sternale Grenzlinie durch seitliche Verschiebung hinter die Knorpelspangen der Sternalrippen zu liegen kommen kann, so ist die Bezeichnung sternal für sie in diesem Falle nicht ganz zutreffend, bleibt aber die zweckmäßigste und einfachste. Die Beibehaltung der Bezeichnung läßt sich insofern rechtfertigen, als nur die sternalen Rippen die Lagebeziehungen zur sternalen Grenzlinie übernehmen können. Darin besteht ein grundsätzlicher Unterschied zur costalen Grenzlinie, welche hauptsächlich hinter den asternalen Rippen gelagert ist.

Morphologische Bedeutung der Grenzlinien der Pleura-Säcke.

1. Vertebrale und sternale Grenzlinie bringen die Ausdehnung der Pleura-Säcke dorsal und ventral in cranio-caudaler Richtung zum Ausdrucke. Die cranialen Endpunkte beider Grenzlinien bewahren wegen der unveränderlichen metameren Lage der 1. Rippe und der allem größeren Wechsel entzogenen Halsgegend eine große Gleichartigkeit. Desgleichen bleiben die vertebralen Grenzlinien vor der Wirbelsäule, auch zugleich wegen ihrer Lagebeziehung zur Aorta und zur Speiseröhre jeder nennenswerten Veränderung entzogen. Die caudalen Enden beider Grenzlinien unterliegen indessen

dem größten Wechsel; sie bilden demgemäß auch den Schwerpunkt bei der Beurteilung der gestaltungsreichen Verhältnisse. Der Ursprung des Zwerchfelles steht in Wechselbeziehung zum Höhenstande beider Endpunkte.

2. Die beiderseitigen vertebralen und sternalen Linien bezeichnen die Annäherung der Pleura-Säcke gegen die Mittellinie, demnach dorsale und ventrale Breite des Mittelfell-Raumes.

3. Die caudale Ausdehnung der Pleura-Säcke am vorderen, seitlichen und hinteren Umfange des Brustkorbes wird durch die costale Grenzlinie bestimmt.

4. Die verschiedenartige Annäherung der Pleura-Säcke über dem Zwerchfelle wird durch beide sagittal gestellte mediastinale Grenzlinien angegeben. Sie bestimmen die Breite des Mittelfell-Raumes über dem Zwerchfelle.

5. Aus der Lage der Pleura-Grenzen läßt sich ein annähernd zutreffendes Bild von der Ausdehnung der Lungen entwerfen. Der Wechsel in der Höhe derselben wird durch die costale Grenzlinie ziemlich genau angegeben, da der untere Rand der Lunge von ihr nur durch den Sinus costo-phrenicus entfernt bleibt, die Lungenspitze aber über das Köpfchen der 1. Rippe nicht emporzuragen pflegt.

Die Breite der Lungen kann jederseits durch die Lage der sternalen Grenzlinie bestimmt werden; denn die vorderen Lungenränder stoßen in der Regel bis an sie heran. Ein Sinus costomediastinalis, welcher das Zusammentreffen vom vorderen Rande der Lunge mit der sternalen Grenzlinie aufhebt, stellt sich erst nach der Verwachsung des Herzbeutels mit der vorderen Wand des Brustkorbes ein.

6. Die mediastinalen Grenzlinien gestatten Rückschlüsse auf die Ausdehnung der Lungen gegeneinander, sowie auf die Breite des Mittelfell-Raumes über dem Zwerchfell. Ferner bringen sie die Form des mediastinalen Teiles des unteren Lungenrandes zum Ausdruck.

Eine wichtige Rolle spielt hierbei der Lobus subpericardiacus der rechten Lunge, welcher als medialer Fortsatz gegen die linke Lunge ragt und dadurch eine nischenförmige Aussackung an der rechten mediastinalen Grenzlinie hinterläßt.

Die Organe, welche das Zwerchfell durchbohren, stehen in regelmäßiger Beziehung zur mediastinalen Grenzlinie. Untere Hohlvene und Speiseröhre werden von Bedeutung, insofern sie ventral

und dorsal die Eingangspforte in die Nische für den subpericardialen Lungenlappen markieren.

7. Die Lage des Herzbeutels, mithin des Herzens zum Zwerchfelle wird aus den mediastinalen Grenzlinien ablesbar. Berühren sich die beiderseitigen Linien, so muß der Herzbeutel vom Zwerchfelle entfernt sein. Mit der Verwachsung letzterer treten die Grenzlinien auseinander. Mit diesem Vorgange geht die Rückbildung des subpericardialen Lungenlappens Hand in Hand; es verödet der nischenförmige Raum für ihn, dessen Reste zwischen den Pfeilern der Eingangspforte, d. i. unterer Hohlvene und Speiseröhre, sich erhalten können.

8. Eine größere Anzahl anatomischer Einrichtungen an den Organen der Brusthöhle läßt sich daher aus dem Verhalten der Pleura-Grenzlinien unmittelbar ablesen. Der Wechsel an ihnen erlaubt Rückschlüsse auf die Wandlungen an den Brustorganen, da die Korrelationen auch während des fortschreitenden Umbildungsvorganges erhalten bleiben. Sofern sich die Wandlungen auf Veränderungen der Durchmesser der Lunge, der Lagerung des Herzens und auf die Rückbildung des Lobus subpericardiacus beziehen, so stehen sie insgesamt unter dem unmittelbaren Einflusse der Umgestaltung am Rumpfe, insonderheit am Brustkorbe.

In aufsteigender Reihe büßt der Rumpf stetig Segmente am thoraco-lumbalen Abschnitte ein, indem das Kreuzbein in cranialer Richtung sich verschiebt. Der Brustkorb wird durch Rückbildung unterer Rippen gleichzeitig ebenfalls ärmer an Segmenten. Sein Umfang nimmt dabei in der Breite zu. Die von ihm umschlossenen Organe erfahren die oben angeführten Bau- und Lageveränderungen, welche aus den Pleura-Grenzen erschlossen werden. Ein Vergleich der Grenzlinien erlaubt daher bis zu einem hohen Grade Rückschlüsse auf Zustände am Rumpfe und Brustkorbe, welche Folgeerscheinungen einer metameren Verkürzung des Rumpfes sind.

Die Umgestaltungen an den Grenzen der Pleura-Säcke vollziehen sich bei den Primaten im ganzen in aufsteigender Reihe; jedoch in der Weise, daß die fortschrittlichen Vorgänge innerhalb der einzelnen Gruppen selbständig je nur bis zu einem gewissen Maße gefördert werden, um bei einer höher stehenden Abteilung aufs neue, in der Regel aber bei einem differenteren Zustande einzusetzen und dann höhere Grade der Umwandlung zu erzielen. Eine

Reihe von Umwandlungen einfacherer Art läßt sich bei den Halbaffen feststellen. Potenzierungen von Neugestaltungen sind bei den Affen und beim Menschen nachzuweisen.

Auf diese Weise stellt sich bei den Halbaffen eine selbständige Entwicklungsreihe ein. Eine solche wird dann bei den Hylobatiden und bei den Anthropomorphen wieder angetroffen. Diese Tatsachen sind so zu verstehen, daß für eine jede Gruppe eine Urform mit indifferenten Eigenschaften anzunehmen ist, deren viele Descendenten sich verschieden weit von ihr entfernt haben. Es handelt sich dabei oft um gleichlautende, konvergente Erscheinungen, welche es nicht gestatten, einen stark abgeänderten Befund bei Halbaffen ohne weiteres auf einen ähnlichen bei höher stehenden Primaten zu beziehen. Ja, selbst ein hochentwickelter *Hylobates*-Befund darf z. B. nicht ohne weiteres als Ausgangspunkt für die Verhältnisse bei Anthropomorphen oder beim Menschen hingenommen werden. Bei der Bestimmung verwandtschaftlicher Beziehungen läßt sich innerhalb enger umgrenzter Gruppen wohl für eine jede Art die Stellung am Stammbaume einigermaßen nach der vorliegenden anatomischen Besonderheit feststellen. Will man aber die verwandtschaftliche Stellung der Vertreter mehrerer größerer Gruppen zueinander ergründen, so wird man doch immer auf die schwierige Aufgabe hingewiesen, zunächst die Verwandtschaftlichkeit dieser Gruppen festzustellen, in welchen die konvergenten Umänderungen auftreten können.

Die Reichhaltigkeit an Tatsachen auf dem Gebiete der Grenzen der Pleura-Säcke und der wechselweise an Nachbarorganen auftretenden Umwandlungen gestattet manchen klaren Einblick in die äußerst schwer zu ergründende verwandtschaftliche Stellung der recenten Organismen zueinander.

Um die beim Vergleiche sich ergebenden Eigenheiten deutlichst hervortreten zu lassen, empfiehlt es sich, die einzelnen Grenzlinien je für sich durch die ganze Primatenreihe zur Darstellung zu bringen.

1. Vertebrale Grenzlinie.

Ihr oberes Ende fällt mit der Kuppel des Pleura-Sackes zusammen; es befindet sich bei allen Primaten an der Grenze zwischen cervicalem und thoracalem Teil der Wirbelsäule und liegt vor dem Köpfchen der 1. Rippe oder in dessen Nähe. Die Gleichartigkeit in der cranialen Ausdehnung der vertebralen Grenzlinie hängt

von der Fixation eintöniger Zustände der Gliederung des Halsabschnittes der Wirbelsäule ab.

Das untere Ende der Grenzlinie unterliegt den größten Schwankungen. Sie stehen in nächster Wechselbeziehung zur sich ändernden Anzahl der Rippen, also zum metameren Aufbau des Brustkorbes. Sehr häufig dehnt sich die Grenzlinie bis zum Köpfchen der letzten Rippe aus; sie kann aber weit in die Lendengegend herabreichen, indem die Rippen sich hier rückbildeten, ohne eine gleichzeitige craniale Verschiebung der Pleura-Säcke nach sich gezogen zu haben. Organismen mit einer großen Anzahl von Rippen gelten unter den Primaten als niedriger stehend als diejenigen mit einer geringeren Rippenzahl. Die Einbuße von Rippen hat eine Verschiebung des unteren Endes der Grenzlinie in cranialer Richtung zur Folge. Treffen beide Erscheinungen nun auch in der Regel zusammen, so kann die craniale Verschiebung des unteren Grenzlinienendes sich doch zuweilen verzögern. Es wird dann in der Höhe eines Lendenwirbels angetroffen, welcher seine Rippe eingebüßt hat. Die vertebrale Grenzlinie bestreicht in diesem Falle den thoraco-lumbalen Abschnitt der Wirbelsäule. Andrerseits kann die craniale Verschiebung des unteren Endes der Grenzlinie der Rückbildung von Rippen vorausgeeilt sein. Die Grenzlinie endigt in diesem Falle etwa vor dem Köpfchen einer der unteren Rippen; sie bleibt auf den thoracalen Abschnitt der Wirbelsäule beschränkt.

Der Grad der Indifferenz hängt also im Gebiete der vertebralen Grenzlinie von deren caudalem Tiefstande ab und ist auf dem Wege des Vergleiches durchweg mit Sicherheit festzustellen.

a. Halbaffen.

Stand des oberen Endes der Grenzlinie.

Er befindet sich in der Regel in der Höhe des 1. Thoracalwirbels, zuweilen caudal vom Köpfchen der 1. Rippe. Von ihm aus geht die Grenzlinie über die Kuppe der Pleura ventralwärts zur 1. Rippe über, wo sie in die sternale Grenzlinie fortgesetzt ist. Die Pleura-Kuppel kann eine kleine Strecke weit in die Halsgegend hineinragen.

Stand des unteren Endes der Grenzlinie.

Der Höhenstand wechselt bei den hierauf untersuchten Tieren innerhalb der Grenzen von drei Wirbeln. Bei *Nycticebus tardigradus* liegt das caudale Ende der Grenzlinie vor der Wirbelbandscheibe

zwischen 16. und 17. thoraco-lumbalem Wirbel, bei *Lemur macaco* vor dem cranialen Rande des 14. Wirbels.

Individuelle Schwankungen sind bei *Nycticebus* aufgefunden worden. Der Höhenstand verschiebt sich um einen Wirbel.

Wenn das beiderseitige Verhalten ungleich ist, so wird der Höhenstand auf der rechten Körperhälfte in ursprünglicher Weise weiter caudalwärts als auf der linken Hälfte angetroffen. Der Unterschied betrifft höchstens eine halbe Wirbellänge.

Die rein thoracale Lage der vertebralen Grenzlinie ist nur an einem Falle von *Nycticebus* (Fig. 1, *1*, *b*) ausgesprochen. Eine thoraco-lumbale Ausdehnung liegt bei einem andern Exemplar von *Nycticebus* sowie bei allen übrigen Halbaffen vor. Diese Erscheinungen fallen mit der Tatsache zusammen, daß *Nycticebus* als höchste Anzahl thoracaler Wirbel 17 besitzt, daß die Zahl bei den andern Formen aber bis auf 12 vermindert ist. Die lumbale Strecke der Grenzlinie dehnt sich aus bei

Nycticebus (b)	mit	16	Rippen	über	$^1/_2$	Wirbel,	bei
Chiromys	-	12	-	-	3	-	-
Galago	-	13	-	-	$^1/_2$	-	-
Lemur	-	12	-	-	$1^1/_2$—2	-	und bei
Avahis	-	12	-	-	$^1/_2$	Wirbel.	

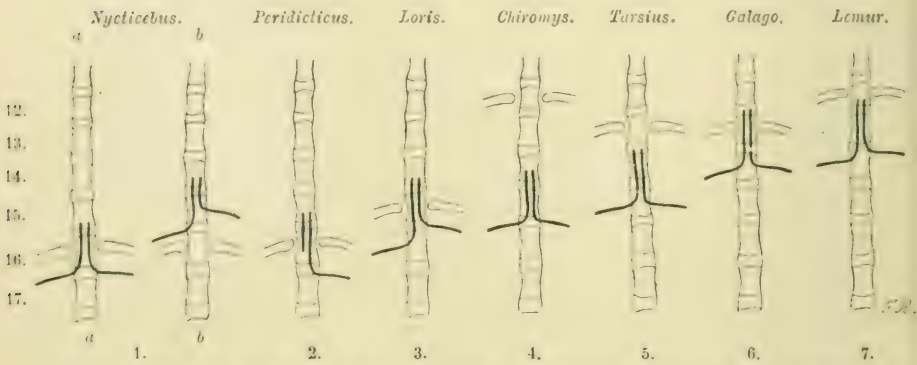
Die Ausschaltung von Rippen ist der cranialen Verschiebung des caudalen Endes der Grenzlinie bei diesen Formen vorausgeeilt. Die Pleura-Grenze ist bei der Umwandlung des Rumpfes konservativer als das benachbarte Skelet. Das hat zur Folge, daß die Pleura-Säcke über Strecken des Achsenskeletes sich ausdehnen, welche die Zugehörigkeit zum knöchernen Brustkorbe längst verloren haben.

Nach der verschiedenen Ausdehnung der vertebralen Grenzlinie in caudaler Richtung reihen sich die untersuchten Formen in der folgenden, tabellarisch geordneten Weise aneinander.

Halbaffen	Höhenstand des caudalen Endes der vertebralen Grenzlinie, nach der Zahl der thoraco-lumbalen Wirbel bezeichnet: rechts	links	Zahl der Wirbel: der thoracalen	lumbalen	thor.-lumb.
1. *Nycticebus*					
a) trächtiges ♀ . . .	17.—16.	17.—16.	16	7	23
b) ♀	16.—15.	15.	16	7	23
2. *Loris gracilis*	16.	16.—15.	15	8	23
3. *Peridictus Potto*. . . .		17.	16	7	23
4. *Chiromys madagascar*. .	16.—15.	16.—15.	12	7	19
5. *Tarsius spectrum* . . .	15.	15.	13	6	19
6. *Galago senegalensis* . .	14.	14.	13	6	19
7. *Avahis laniger*	14.	14.—13.	12	8	20
8. *Lemur macaco*	14.	14.	12	7	19

Die Figur 1 gewährt einen raschen Überblick über den Höhenstand des caudalen Endes der Grenzlinie bei den verschiedenen Halbaffen. Durch die Einfügung der letzten Rippe wird zugleich die Größe des von der Pleura bestrichenen, lumbalen Feldes, nach der Zahl von Wirbeln bemessen, erkennbar. Die schematische Figur erläutert die Verschiebung der caudalen Grenzen von Brustkorb und Pleura-Säcken bei den Halbaffen.

Fig. 1.



Schematische Darstellung der caudalen Ausdehnung der vertebralen Grenzlinie der Pleura-Säcke bei Halbaffen. Durch die letzte Rippe und die Grenzlinie wird die nach der Wirbelzahl bemessene Höhe der lumbalen Strecke der Pleura-Säcke erkennbar.

b. Affen.

Oberes Ende der Grenzlinie. Es liegt an der Stelle, wo die Pleura kuppelförmig über die Lungenspitze ventralwärts zieht, die Beziehung zur dorsalen Brustkorbwand aufgebend. Es fällt in der Regel mit dem Köpfchen der 1. Rippe zusammen.

Bei einem *Macacus cynomolgus* blieb das obere Ende vom Köpfchen der 1. Rippe entfernt, was auch bei einigen Halbaffen beobachtet wurde.

Die Kuppel der Pleura ragt über das Köpfchen der 1. Rippe in nennenswerter Weise niemals hinaus. Ihr höchster Punkt liegt meistens in der Nähe des Rippenköpfchens, also dorsalwärts. Die Grenzlinie der Kuppel folgt eine Strecke weit dem Körper der 1. Rippe. Die Kuppel erhebt sich cranialwärts beträchtlich über den Sternalteil des Einganges in den Brustkorb, was aus der starken ventralen Neigung der 1. Rippe sich herleitet. Sie fügt sich lateral der Innenfläche der Musculi scaleni an. Die bildlichen Darstellungen, bezüglich der Pleura-Grenzen schematisch gehalten, sind den an-

gegebenen Verhältnissen gemäß zu verstehen. So entspricht z. B. auf Fig. 34*b* die höchst gelegene Stelle des Pleura-Sackes dem oberen Ende der vertebralen Grenzlinie.

Das gleiche Verhalten wird bei allen Affen, die Anthropomorphen inbegriffen, angetroffen.

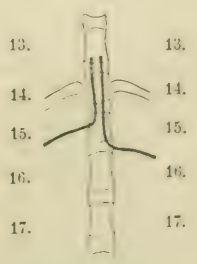
Caudales Ende der vertebralen Grenzlinie.

In Übereinstimmung mit der metameren Verkürzung des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule vollzieht sich auch bei den Affen eine allmähliche Verschiebung der caudalen Endpunkte der vertebralen Grenzlinien. Fallen beide Vorgänge auch oft zusammen, so kann die Ausdehnung der Pleura-Säcke sich doch bis in die Lende hinein erhalten; während Rippen an diesen Stellen verschwunden sind. Umgekehrt kann das Ende der vertebralen Grenzlinie cranial vom unteren Rande der letzten Rippe gelegen sein. Es besteht demgemäß nur eine allgemeine, aber keine genaue Abhängigkeit der Ausdehnung der Pleura-Höhlen von der metameren Zusammensetzung des thoraco-lumbalen Abschnittes des Achsenskeletes. Immerhin besitzen wir im Zusammenhalten beider Erscheinungen einen genauen Maßstab für das Ordnen aller Grenzlinienbefunde zu einer natürlichen Reihe.

Verschiedenheiten werden bei den Arten derselben Gattung sowie bei den Individuen derselben Art angetroffen. Außerdem stellen sich ungleiche Befunde zuweilen an beiden Körperhälften eines Individuums ein. Die Breite der Schwankungen hier und dort kann erst allmählich, wenn eine größere Reichhaltigkeit an Tatsachen vorliegt, bestimmt werden. Ist aus ihnen einmal der Mittelwert allenthalben erschlossen, so wird der Überblick über den Entwicklungsvorgang der sich verschiebenden Grenzlinien innerhalb des ganzen Stammes wesentlich erleichtert sein. Bekannt gewordene Schwankungen innerhalb der einzelnen Genera sind indessen derartig, daß sie die fortschreitende Cranialverschiebung der vertebralen Grenzlinien im gesamten Simier-Stamme nicht zu verdecken vermögen.

Fig. 2.

Ateles.



Caudale Ausdehnung der vertebralen Pleura-Grenzlinie bei *Ateles paniscus*. Schematisch-asymmetrischer Höhenstand. Großes lumbales Feld der Pleura-Säcke.

1. Platyrrhina.

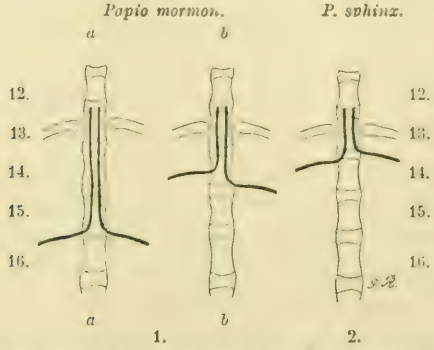
Ateles paniscus (Fig. 2). Das Ende der Grenzlinie befindet sich linkerseits zwischen 16. und

15., rechts vor der Mitte des 15. thoraco-lumbalen Wirbels. Da 14 Rippen bestehen, so liegt eine thoraco-lumbale Grenzlinie vor, deren lumbale Strecke links die Höhe eines ganzen, rechts die eines halben Wirbels beträgt.

2. Katharrhina.

Papio mormon. Die Grenzlinie endigt bei einem Tiere zwischen 15. und 14., bei einem andern rechts vor der Mitte des 14. und links vor dem cranialen Rande des 14., bei *Papio sphinx* rechts

Fig. 3.



Caudale Ausdehnung der vertebralen Pleura-Grenzlinie bei *Papio mormon* und *P. sphinx*. Schematisch. Symmetrischer und asymmetrischer Höhenstand. Großes und kleines, lumbales Feld der Pleura-Säcke.

vor dem cranialen Rande des 14. und links zwischen 14. und 13. thoraco-lumbalem Wirbel (Fig. 3).

Es bestehen bei allen drei Formen 13 Rippen. Die Grenzlinie bestreicht bei *Mormon* demnach die Lende in einer und einer halben Wirbelhöhe; während sie bei *Sphinx* ungefähr mit dem unteren Rande des Brustkorbes zusammenfällt. Das Tier mit der größten Ausdehnung der Pleura-Säcke über die Lende besitzt 20, das mit der geringeren Ausdehnung nur 19 und das mit der geringsten nur 18 thoraco-lumbale Wirbel.

Die größere Zahl präsacraler Wirbel fällt mit der beträchtlicheren Ausdehnung der Grenzlinie über der Lendengegend zusammmen.

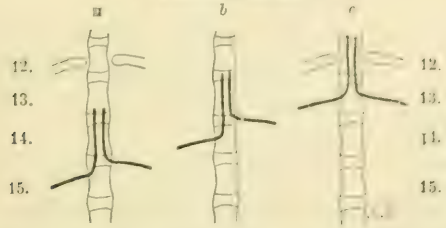
Macacus radiatus (Fig. 4). Der ursprünglichste Befund bei drei Tieren zeigt das Ende der Grenzlinie vor dem oberen Viertel des 15., der meist abgeänderte Befund vor der Mitte des 13. thoraco-lumbalen Wirbels. Der Bestand von 12 Rippen läßt an der Grenzlinie einen Lendenabschnitt von 2 bis $^1/_2$ Wirbelhöhe unterscheiden·

Die größere Zahl präsacraler (19 thor.-lumb.) Wirbel fällt hier mit der weiteren cranialen Verschiebung der Pleura-Säcke zusammen. Die Verminderung der Wirbel um einen (18. thor.-lumb.) koinzidiert mit dem ursprünglichen Verhalten an der Pleura.

Macacus sinicus verhält sich sehr ähnlich wie *Macacus radiatus b.*

Fig. 4.

Macacus radiatus.



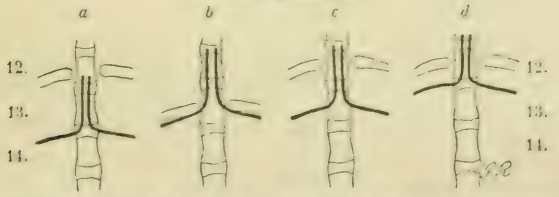
Die bei drei Exemplaren von *Macacus radiatus* ausgesprochene Verschiedenheit des Höhenstandes am Caudalende der vertebralen Grenzlinie. Schematisch. Die Schwankung beträgt zwei Wirbelhöhen; sie beeinflußt die Höhe des lumbalen Feldes der Pleura-Säcke.

Macacus cynomolgus (Fig. 5). Der Höhenstand des Endes der Grenzlinie schwankt bei fünf Tieren nur um einen Wirbel. Er wird im ursprünglichsten Falle zwischen 14. und 13., im differentesten zwischen 13. und 12. thoraco-lumbalen Wirbel gefunden.

Bei einem Exemplare mit 13 Rippen fällt das untere Ende der Grenzlinie in die Mitte des 13. Wirbels. Rippenrückbildung und craniale Verschiebung der Pleura-Säcke legten gleiche Wegstrecken

Fig. 5.

Macacus cynomolgus.



Ausdehnung der vertebralen Grenzlinie bei vier Exemplaren von *Macacus cynomolgus*. Schematisch. Die Schwankungen liegen innerhalb einer Wirbelhöhe.

zurück. Die Grenzlinie ist rein thoracaler Natur. Bei 4 Tieren mit je 12 Rippen und 6 Lendenwirbeln besteht ein lumbaler Abschnitt der Grenzlinie von einer Wirbelhöhe im äußersten Falle.

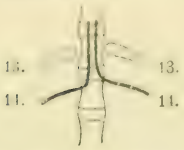
Das Tier mit den meisten präsacralen Wirbeln (19 thor.-lumb.) steht bezüglich des Pleuralbefundes an zweitletzter Stelle.

Bei *Cynomolgus* hat sich ein gewisser Stillstand im Vergleiche mit *Radiatus* eingestellt.

Macacus nemestrinus (Fig. 6). Das Ende der vertebralen Grenzlinie liegt bei einem Exemplare mit 13 Rippen und 6 Lendenwirbeln rechts vor dem oberen Drittel, links vor dem oberen Rande des 14. thoraco-lumbalen Wirbels. Der Befund entspricht etwa dem bei *Sinicus*, bei welchem aber die Zahl präsacraler Wirbel um einen vermindert ist.

Fig. 6.

Macacus nemestrinus.



Höhenstand des Caudalendes der vertebralen Pleura-Grenzlinie bei *Macacus nemestrinus*. Schematisch. Das lumbale Feld der Pleura-Säcke erreicht bei asymmetrischer Ausbildung nicht ganz die Höhe eines Wirbels.

Das lumbale Feld der Pleura-Säcke ist rechts auf den Bruchteil einer Wirbellänge, links auf die Höhe einer Wirbelbandscheibe eingeengt.

Die Schwankungen der vertebralen Grenzlinie werden innerhalb der *Macacus*-Gruppe durch das obere Viertel des 15. (*Radiatus* 1) und die Wirbelbandscheibe zwischen 13. und 12. thor.-lumb. Wirbel (*Cynomolgus* 5) begrenzt; sie betragen also die Länge von $2^1/_4$ Wirbel.

Die Ausdehnung der lumbalen Strecke der Grenzlinie schwankt zwischen $2^1/_4$ Wirbellänge (*Radiatus* 1) und einem völligen Fehlen (*Cynomolgus* 4).

Drei Tiere mit der größeren Zahl thoraco-lumbaler Wirbel (19) bewahrten nicht die größere Indifferenz bezüglich der cranialen Verschiebung der Grenzlinie.

Die bisher bekannt gewordenen Tatsachen lassen sich tabellarisch in der folgenden Weise ordnen.

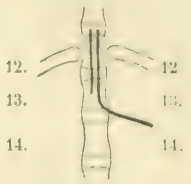
Macacus	Höhenstand des caudalen Endes der vertebralen Pleura-Grenzlinie, nach der Zahl thoraco-lumbaler Wirbel angegeben		Zahl der Wirbel: der		
	rechts	links	thoracalen	lumbalen	thor.-lumb.
Radiatus 1.	15. (ob. $^1/_4$)	15.—14.	12	6	18
- 2.	14. (Mitte)	14.—13.			?
- 3.	13. (Mitte)	13. (Mitte)	12	7	19
Sinicus	14. (ob. $^1/_4$)	14.—13.	13	5	18
Cynomolgus 1.	14.—13.	14.—13.	12	6	18
- 2.	14.—13.	14.—13.	12		?
- 3.	13. (Mitte)	13. (Mitte)	12	6	18
- 4.	13. (Mitte)	13. (Mitte)	13	6	19
- 5.	13.—12.	13.—12.	12	6	18
Nemestrinus	14. (ob. $^1/_3$)	14. (ob. Rand)	13	6	19

Semnopithecus leucoprymnus (Fig. 7). Die Grenzlinie endigt vor der Bandscheibe zwischen 14. und 13. thor.-lumb. Wirbel, deren 19

bestehen. Die lumbale Strecke der Pleura dehnt sich beim Bestande von 12 Rippen über eine Wirbelhöhe aus. Der Befund ähnelt bezüglich des Skeletaufbaues dem von *Radiatus* 3, bezüglich der Pleura dem von *Sinicus*.

Fig. 7.

Semnopithecus.



Höhenstand des Caudalendes der vertebralen Pleura-Grenzlinie bei *Semnopithecus leucoprymnus*. Schematisch. Der rechtsseitige Höhenstand blieb unbekannt. Das linke Lumbalfeld dehnt sich über 1½ Wirbelhöhen aus.

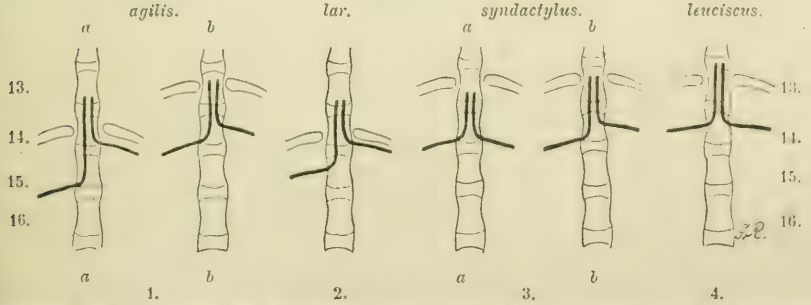
Hylobatiden (Fig. 8).

Die Zahl thor.-lumb. Wirbel zeigt eine größere Beständigkeit; sie beträgt 18 an 6 von 7 Tieren. Sie sinkt einmal auf 17 bei *Syndactylus* herab. Auch der Stand des unteren Endes der Grenzlinien schwankt nur um 1½ Wirbel. Der ursprünglichste, d. i. der am weitesten caudale Höhenstand findet sich bei den Tieren mit 14 Rippen (*Agilis*, *Lar*); während eine größere craniale Verschiebung bei 5 Tieren mit je 13 Rippen sich kundgibt. Dabei beschließt aber der Befund mit nur 17 thor.-lumb. Wirbeln die Reihe nicht.

Die Höhe der lumbalen Strecke der vertebralen Grenzlinie schwankt zwischen einer und einer halben Wirbellänge (*Agilis*, *Leuciscus*).

Fig. 8.

Hylobates:



Höhenstand des Caudalendes der vertebralen Pleura-Grenzlinie bei *Hylobates agilis*, *syndactylus* und *leuciscus*. Schematisch. Die Schwankungen betragen bei teilweiser Asymmetrie nicht mehr als 1½ Wirbelhöhe. *Syndactylus* zeigt bei 3 Exemplaren einen Stillstand der Bewegung. Bei allen Tieren besteht ein Lumbalfeld der Pleura-Säcke.

Individuelle Schwankungen bestehen bei *Agilis*. Der Höhenstand der Grenzlinie schwankt rechts um eine, links um eine halbe Wirbellänge. Es handelt sich um 2 Fälle mit gleicher Zahl präsacraler Wirbel, aber mit 14 und mit 13 Rippen.

Syndactylus zeigt an 3 Exemplaren rechts den gleichen Stand

der Grenzlinie vor dem unteren Rande des 14. Wirbels, links zweimal das gleiche Verhalten, und nur einmal um eine halbe Wirbellänge weiter cranialwärts. Die präsacrale Wirbelzahl ist zweimal 18, einmal 17.

Die rechte vertebrale Grenzlinie liegt viermal weiter caudalwärts als die linke, und zwar einmal um eine Wirbellänge (*Agilis*), dreimal um eine halbe Wirbellänge (*Lar*, *Syndactylus* 3, *Agilis* 2).

Alle Tatsachen sind übersichtlich in die Tabelle eingetragen.

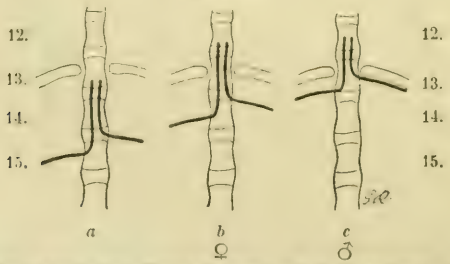
	Höhenstand des caudalen Endes der vertebralen Pleura-Grenzlinie, nach der Zahl thoraco-lumbaler Wirbel angegeben		Zahl der Wirbel:		
	rechts	links	thoracalen	der lumbalen	thor.-lumb.
Agilis 1.	15. (unt. Rand)	14. (unt. Rand)	14	4	18
- 2.	14. (unt. Rd.)	14. (Mitte)	13	5	18
Lar	15. (Mitte)	14. (unt. Rand)	14	4	18
Syndactylus ad. 1. . . .	14. (unt. Rd.)	14. (unt. Rand)	13	5	18
- *juv.* 2. . . .	14. (unt. Rd.)	14. (unt. Rand)	13	4	17
- - ♀3. . . .	14. (unt. Rd.)	14. (Mitte)	13	5	18
Leucisc us	14. (unt. Rd.)	14. (Mitte)	13	5	18

3. Anthropomorphae.

Schimpanse. Bei gleicher Gliederung der Wirbelsäule in 13 thoracale und 4 lumbale Wirbel schwankt der Stand des caudalen Endes der Grenzlinie bei 3 Tieren beiderseits um $1^1/_2$ Wirbellängen, jedoch

Fig. 9.

Schimpanse.



Caudaler Höhenstand der vertebralen Pleura-Grenzen bei 3 Exemplaren von *Troglodytes niger*. Schematisch gehalten. Die Pleura-Säcke nehmen bei *a* den tiefsten, bei *c* den höchsten Stand ein. Die Verschiebung erstreckt sich über 2 Wirbel. Es bestehen je 13 Rippenpaare. Die Pleura-Säcke besitzen ein lumbales Feld.

rechts und links in verschiedener Weise. Rechts verschiebt sich der Stand von der Mitte des 15. bis zum unteren Rande des 13., links von der Grenze zwischen 15. und 14. bis zur Mitte des 13. thor.-lumb. Wirbels. Der rechtsseitige Befund ist bei einem jeden

Objekte der indifferentere. Eine völlig symmetrische Anordnung wird vermißt.

Die lumbale Strecke der Grenzlinie bestreicht rechts $1^1/_2$, links 1 Wirbellänge.

Die Fig. 9 und die folgende Tabelle versinnlichen die wesentlichsten Verhältnisse.

	Höhenstellung des caudalen Endes der vertebralen Pleura-Grenzlinie, nach der Zahl thoraco-lumbaler Wirbel bemessen		Zahl der Wirbel: der		
	rechts	links	thoracalen	lumbalen	thor.-lumb.
Schimpanse 1.	15. (Mitte)	15.—14.	13	4	17
- 2. ♀. . . .	14. (Mitte)	14. (ob. Rd.)	13	4	17
- 3. ♂ . . .	13. (unt. Rd.)	13. (Mitte)	13	4	17

Der Verschiebungsvorgang beginnt bei Schimpanse nur um eine halbe Wirbellänge höher als bei der Gattung *Hylobates*. Er findet hier einen natürlichen Anschluß, pflanzt sich jedoch um eine ganze Wirbellänge höher fort, um dadurch von *Hylobates* sich zu entfernen, an Gorilla sich aber enger anzuschließen.

Gorilla. Die Zahl thoraco-lumbaler Wirbel schwankt bei 2 Tieren zwischen 18 und 16, die Zahl der Rippen zwischen 14 und 13. Das Ende der Grenzlinie lagert am Objekte mit 18 Wirbeln vor dem unteren Rande des 13., an dem mit 17 einen ganzen Wirbel weiter cranialwärts. Asymmetrien bestehen nicht.

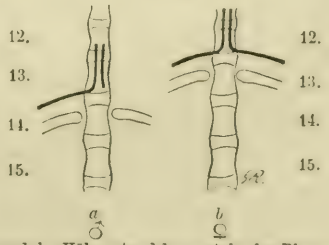
Die vertebrale Grenzlinie ist rein thoracaler Natur. Eine lumbale Strecke fehlt nicht nur allein, das Caudalende entfällt vielmehr noch cranialwärts vom letzten Thoracalwirbel.

Die craniale Verschiebung der Enden der Pleura-Säcke ist bei Gorilla der Rippenrückbildung um ein ganzes Segment vorausgeeilt. Das ist eine neue Erscheinung, welche mit dem Bestand von nur 16 thoraco-lumbalen Wirbeln wenigstens bei einem Objekte koinzidiert. Eine so geringe Zahl präsacraler Segmente fehlt den niederen Affen.

Der hohe craniale Stand der vertebralen Grenzlinie wird nicht unmittelbar von der Verminderung präsacraler Wirbel abhängen können,

Fig. 10.

Gorilla.



Caudaler Höhenstand der vertebralen Pleura-Grenzen bei 2 Individuen von *Troglodytes Gorilla*. Schematisch gehalten. Der tiefste Stand findet sich bei *a*, der höchste bei *b*. Der Unterschied beträgt die Länge eines Wirbels und einer Bandscheibe. Bei *a* bestehen 14, bei *b* nur 13 Rippenpaare. Die letzten Rippen nehmen beide Male eine infrapleurale Lage ein.

da er ja bei der Anzahl von 18 Wirbeln am andern Exemplare ebenfalls deutlich zum Ausdruck kommt und auch, allerdings nur selten, bei niederen Affen (*Macacus*-Arten) angetroffen wird. Beide Erscheinungen werden durch eine gemeinsame, den Rumpf umgestaltende Ursache bedingt sein.

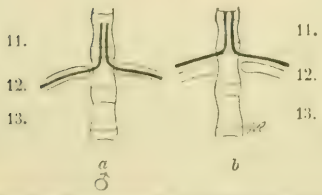
Die Fig. 10 und die Tabelle enthalten in übersichtlicher Weise alles Tatsächliche.

	Höhenstellung des caudalen Endes der vertebralen Pleura-Grenzlinie, nach der Zahl thoraco-lumbaler Wirbel bemessen		Zahl der Wirbel: der		
	rechts	links	thoracalen	lumbalen	thor.-lumb.
Gorilla 1. ♂	13. (unt. Rand)		14	4	18
- 2. ♀	12. (unt. Rd.)	12. (unt. Rand)	13	3	16

Orang. Die Zahl thoraco-lumbaler Wirbel ist auf 16, die der Rippen auf 12 vermindert. Die Enden der Grenzlinien haben einen dementsprechend höheren Grad cranialer Verschiebung erfahren; sie befinden sich in einem Falle vor der Mitte, in einem zweiten vor dem unteren Rande des 12. Wirbels. Das Verhalten ist beiderseits gleich.

Fig. 11.

Orang.



Caudaler Höhenstand der vertebralen Pleura-Grenzen bei 2 Individuen von *Simia Satyrus*. Schematisch gehalten. Der tiefste Stand befindet sich bei *a*, der höchste bei *b*. Der Unterschied beträgt nur die Länge eines halben Wirbels. Die Rippenzahl ist je 12. Die Grenzlinie fällt bei *a* mit der letzten Rippe zusammen; sie liegt bei *b* cranial von dieser.

Die Lendengegend bleibt von der Pleura unbekleidet. Die Rückbildung der Rippen und die craniale Verschiebung der vertebralen Grenzlinie machen ungefähr an gleichen Stellen der Wirbelsäule Halt. Die Pleura-Verschiebung ist in einem Falle der Rippenreduktion vorausgeeilt.

Bei Orang ist der höchste craniale Stand der Grenzlinie erreicht. Diese Erscheinung deckt sich mit dem Befunde am Skelete.

Fig. 11 und Tabelle enthalten die bisher bekannt gewordenen Tatsachen.

	Höhenstand des caudalen Endes der vertebralen Pleura-Grenzlinie, nach der Zahl thoraco-lumbaler Wirbel bemessen		Zahl der Wirbel: der		
	rechts	links	thoracalen	lumbalen	thor.-lumb.
Orang 1. juv. ♂	12. (Mitte)	12. (Mitte)	12	4	16
- 2.	12. (ob. Rd.)	12. (ob. Rd.)	12	4	16

Nach den vorliegenden Befunden nimmt Schimpanse unter den Anthropomorphen die niederste, Orang die höchste Rangstufe ein. Individuelle Schwankungen im Höhenstande der Grenzlinie sind beim Schimpanse am größten, beim Orang am geringsten; sie bewegen sich dort in der Breite von $1^1/_2$, hier in der von einer halben Wirbellänge. Gorilla steht in allen Eigenschaften zwischen Schimpanse und Orang.

Der höchst erreichte Stand des Grenzlinienendes bei Schimpanse bezeichnet den Ausgangspunkt cranialer Verschiebung beim Gorilla. Und wiederum setzt der ursprünglichste Zustand im Verschiebungsprozesse von Orang da ein, wo der am meisten vorgeschrittene von Gorilla sich befindet. Der Anschluß ist jedoch kein so unmittelbarer, wie bei Schimpanse und Gorilla; denn der ursprünglichste Befund schließt sich bei Orang um eine halbe Wirbellänge höher an, als der am meisten fortgeschrittene bei Gorilla sich äußert.

Der Zustand an der Pleura des Gorilla läßt sich demnach von dem des Schimpanse, derjenige des Orang von dem des Gorilla, rein morphologisch betrachtet, wohl ableiten. Im ganzen gilt das auch für die entsprechenden Befunde der Gliederung der Wirbelsäule, wenn schon Gorilla in einem Falle durch Vermehrung präsacraler Wirbel und Rippen um ein Stück Ursprünglicheres als Schimpanse darbietet.

Diese Art der Ableitung darf ohne weiteres nicht im genealogischen Sinne verstanden werden; denn die geographische Verbreitung spricht zwar nicht gegen eine direkte Verwandtschaft zwischen Schimpanse und Gorilla, aber wohl gegen eine solche zwischen ihnen und Orang. Dazu kommt, daß Gorilla in andern anatomischen Einrichtungen tiefer steht als Schimpanse, und daß Orang in vielen Punkten eine ganz selbständige Entwicklung eingeschlagen hat. Zutreffender ist die Annahme einer gemeinsamen Grundform für alle drei Anthropomorphen. Diesbezüglich leitet der Weg zum Genus *Hylobates*. Die gemeinsame Stammform für alle Arten dieser Gattung kann auch für die der Anthropomorphen gelten; während es unstatthaft ist, irgend eine Art, etwa *Leuciscus*, in eine engere Beziehung zu den letzteren, etwa zu Schimpanse, zu bringen.

Sucht man noch weiter rückwärts in die genealogischen Verhältnisse vorzudringen, so bieten die Befunde bei der Gattung *Macacus* Anhaltepunkte dar. Im ganzen bedeutend niedriger organisiert, hat *Macacus* bezüglich der vertebralen Pleura-Grenzlinie *Hylobates* weit überholt, so daß *Macacus* nicht als Stammform für *Hylobates*

gelten kann. *Macacus* schließt sich bezüglich der Pleura enger an die Anthropoiden an. Es wäre aber vermessen, eine engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen ihnen anzunehmen. Dagegen lehnt sich alles auf. Wir werden vielmehr dahin gedrängt, für Cercopithecinen, *Hylobates* und Anthropomorphe eine gemeinsame Stammform anzunehmen. Eine jede Gattung trägt die Zeichen eigener Entwicklung, welche bei gleichem Grade konvergenter Umbildung Gleichheit vortäuschen können. Nur der Umwandlungsvorgang bleibt bei allen der gleiche; er zeigt sich eben in der cranialen Verschiebung der Pleura-Säcke.

Je tiefer die gemeinsame Wurzel gesucht wird, aus welcher die verschiedenen Abteilungen der recenten Primaten sich entwickelt haben mögen, um so ungezwungener lassen sich die variablen anatomischen Befunde stammesgeschichtlich erklären.

Ein auf Grund der vertebralen Grenzlinie etwa zu entwerfender Stammbaum der untersuchten Formen wird keinen sicheren Aufschluß über deren Ablösung vom Stamme geben können, wohl aber deren Entfernung von ihm mit annähernder Genauigkeit bezeichnen (vgl. Seite 27).

c. Mensch.

Das craniale Ende der vertebralen Grenzlinie liegt in der Regel vor dem Köpfchen oder in der Höhe des Halses der 1. Rippe (Pansch[1]). Zuweilen ragt es nicht unbeträchtlich über das Rippenköpfchen halswärts empor, was bei einem 7monatigen Embryo angetroffen worden ist. Es liegt die Vermutung nahe, daß das Fortbestehen einer 7. Halsrippe die Ursache der Abweichung sei. Entwicklungsgeschichtliche Aufschlüsse hierüber stehen aus. Sicher ist, daß der Fortbestand einer Halsrippe bei Erwachsenen vom normalen Verhalten des Standes der Pleura-Kuppe begleitet sein kann. Das traf bei einem Individuum mit einer linken, 2 cm, und einer rechten, 5,5 cm langen 7. Halsrippe zu; trotzdem die rechte Arteria subclavia als abnorm segmentierte die Halsrippe cranialwärts querte. Die von Pansch geäußerte Vermutung des Zusammenfallens von Halsrippe und Hochstand der Pleura-Kuppe bewahrheitete sich in diesem Falle nicht.

Zuweilen liegt das obere Ende der Grenzlinie caudalwärts vom Köpfchen der 1. Rippe. Daraus erklärt sich die von Rüdinger[2]

[1] Anatomische Vorlesungen, 1884, S. 140.

[2] Rüdinger. Topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen.

beobachtete Asymmetrie des Höhenstandes. In der Regel besteht eine beiderseitige Übereinstimmung (Pansch, Henke[1]).

Die Pleura-Kuppe überragt Brustbein und Vorderenden des 1. Rippenpaares im Mittel um 3,5 cm (2,5—5,5 cm).

Caudales Ende der vertebralen Grenzlinie. Der Höhenstand fällt in der Regel mit der unteren Hälfte des 12. Wirbels zusammen, nähert sich dabei öfters dessen Mitte.

Dieser Normalstand erhebt sich etwas über den vorgeschrittenen Befund von Gorilla und stimmt mit dem ursprünglichen bei Orang überein. Das differenteste Verhalten bei Schimpanse bleibt indessen ursprünglicher als das normale menschliche. Der Unterschied beträgt die Länge eines Wirbels und einer Bandscheibe.

Schwankungen im Höhenstande stellen sich nach der caudalen und der cranialen Richtung ein.

Der tiefste caudale Stand fällt mit der Mitte des 13. thor.-lumb. Wirbels zusammen; er ist von Pansch[2] beobachtet worden. Er entfernt sich von der Norm etwa um die Länge eines Wirbels und einer Bandscheibe. Er stellt das ursprünglichste bekannte Verhalten dar und hat eine vorgeschichtliche Bedeutung. Er stimmt mit dem meist abgeänderten Befunde von Schimpanse überein, ist differenter als der primitivste von Gorilla, aber um eine ganze Wirbellänge ursprünglicher als der primitivste Befund von Orang.

Der höchste craniale Stand ragt bis zum unteren Rande des 11. Wirbels hinauf und übertrifft den des Orang um eine Bandscheibe, den des Gorilla um die Länge einer Bandscheibe und eines Wirbels. Wir haben es hier mit der am weitesten vorgeschrittenen Stufe aller in der Primatenreihe bekannt gewordenen Umwandlungen zu tun. Dieser dem Menschen ureigenste Befund übertrifft den differenten von Orang allerdings nur um die Länge einer Bandscheibe. Der Breitegrad aller Schwankungen erstreckt sich über die Länge eines Wirbels und zweier Bandscheiben.

Die Neigung zur Abweichung vom Normalstand ist nach dem regressiven Tiefstande zu lebhafter als nach dem progressiven Hochstande zu. Diese Erscheinung ist aus einer größeren Reihe von Beobachtungen T. Tanjas zu entnehmen, welche die Häufigkeit der verschiedenen Befunde etwa in der folgenden Weise erkennen läßt.

---

[1] Henke. Atlas der topographischen Anatomie des Menschen.

[2] Anatomische Vorlesungen. 1884. S. 139.

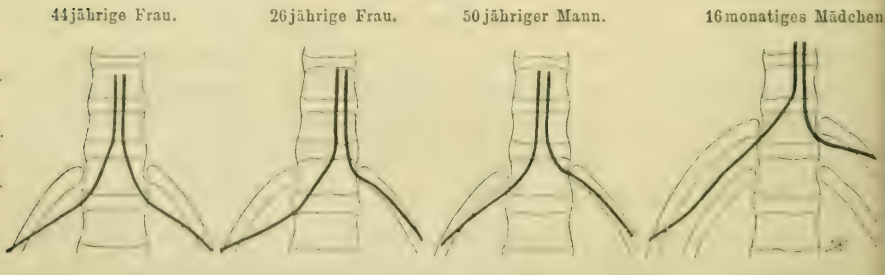
Man findet den

Stand des Caudalendes der vertebralen Grenzlinie in der Höhe:

1. des oberen Randes des 13. Wirbels 4mal = 8 %,
2. zwischen 13. und 12. Wirbel 8mal = 15 %,
3. des unteren Randes des 12. Wirbels 14mal = 26 %,
4. der Mitte des 12. Wirbels 20mal = 37 %,
5. des oberen Randes des 12. Wirbels 6mal = 11 %,
6. des unteren Randes des 11. Wirbels 2mal = 4 %.

Eine ganz neue Erscheinung progressiver Art schließt sich beim Menschen an die craniale Verschiebung an. In der Regel bleiben die beiderseitigen vertebralen Grenzlinien bis zum caudalen Ende hin parallel gestellt. Dieser Zustand ist auch bei allen Affen ausgebildet; er ist der vorherrschende, primitive. Die Grenzlinien weichen nun zuweilen beim Menschen bereits vor ihren Endpunkten auseinander und langen je für sich am Seitenrande der Wirbel an. Es stellt sich vor dem letzten, pleuralen Wirbel ein breiteres interpleurales Feld ein. Der Übergang in die costale Grenzlinie, in der Regel unvermittelt, wird ein allmählicher. Diese Trennung der Grenzlinien voneinander fällt mit einer progressiven Gesamtverschiebung zusammen und leitet einen höheren Grad derselben ein. Die folgenden Beobachtungen sichern die Annahme, daß der Umwandlungsvorgang beim Menschen noch keinen Abschluß gefunden hat. Man vergleiche die Fig. 12 (1—4).

Fig. 12.



Vier Fälle von Auseinanderweichen der caudalen Endstrecken der vertebralen Pleura-Grenzen, verknüpft mit primitivem (Nr. 1 und 2, rechts) und sekundärem Höhenstande (Nr. 4) der Pleura-Säcke. Ein infracostales Feld der Pleura-Wandung tritt bei 1 und 2 auf; während die 12. Rippe bei 4 eine infrapleurale Lage einnimmt. Schematisch dargestellt.

1. Bei einer 44jährigen weichen die vertebralen Grenzlinien vor der Bandscheibe zwischen 12. und 11. Wirbel auseinander. Sie

ziehen je caudo-lateralwärts und erreichen die Seitenfläche der nächstfolgenden Bandscheibe (zwischen 13. und 12. Wirbel).

2. Bei einer 26jährigen erfolgt die Trennung vor dem oberen Rande des 12. Wirbels. Die rechte Grenzlinie erreicht nach caudo-lateralem Verlaufe den oberen Rand des 13., die linke die Mitte des 12. Wirbels. Die rechte Linie schneidet die 12. Rippe erst 7 cm lateral vom Achsenskelete, so daß ein großes, dreieckiges subcostales Feld zustande kommt. Die linke Grenzlinie gelangt vom Wirbel unmittelbar vor die 12. Rippe.

Der Befund ist so zu deuten, daß rechterseits ein primitives subcostales Feld neben der progressiven medialen Trennung der Pleura-Grenzen voneinander sich erhalten hat; während linkerseits der normale Stand der Grenzlinie erreicht worden ist.

3. Die Grenzlinien weichen bei einem 50jährigen vor der Bandscheibe zwischen 12. und 11. Wirbel auseinander. Rechts erreicht die Linie den unteren Rand, links die Mitte der Seitenfläche des 12. Wirbels.

4. Die Grenzlinien ziehen bei einem 16monatigen Mädchen bis zur Mitte des 10. Wirbels nebeneinander in gleicher Entfernung caudalwärts. Die linke Linie gelangt steil, die rechte aber in leichtem Bogen zur Seite des unteren Randes des 11. Wirbels, wo der Übergang in die costale Grenzlinie beiderseits derartig erfolgt, daß die 12. Rippe außerhalb des Pleura-Sackes zu liegen kommt, also eine infrapleurale Lage einnimmt.

Eine hochgradige Cranialverschiebung paart sich hier mit der progressiven Erscheinung im medianen Bereiche.

Die Divergenz der vertebralen Grenzlinien vermag sich also bis zur Mitte des 10. Wirbels fortzupflanzen. Der Vorgang empfängt nur dann die richtige Beleuchtung, wenn man ihn an das Ende aller Umwandlungen bei den Primaten einstellt. Als Einzelerscheinung unverständlich, spielt er als Glied einer großen Reihe eine nicht zu unterschätzende Rolle.

Asymmetrien treten in der Beobachtungsreihe T. Tanjas 14mal (26 %) auf; sie treten auf Fig. 12 dreimal auf. Das Caudalende der rechten Grenzlinie reicht in 17 Fällen 14mal tiefer als das der linken herab. Die Tatsache ist insofern bemerkenswert, als Asymmetrien bei Affen den tieferen Stand ebenfalls in der Regel rechts anzeigen (*Papio, Macacus, Hylobates*, Schimpanse). Bei *Ateles* ist der Tiefstand jedoch linkerseits gefunden worden (Fig. 2).

Die ursächlichen Momente für den tieferen, rechtsseitigen Stand

sind nicht bekannt. Die Erscheinung widerstrebt der des großen Umfanges der rechten Leberhälfte, sowie derjenigen der Linkslage des Herzens bei *Hylobates*, Anthropomorphen und beim Menschen. Sie kann in Einklang gebracht werden mit der Ausbildung eines rechten, infrapericardialen Lungenlappens bei niederen Primaten und einer erhaltenen Einwirkung von ihm aus, selbst nach seinem Verschwinden bei Anthropomorphen und beim Menschen.

Die Asymmetrie erreicht öfter die Länge einer halben Wirbelhöhe, zuweilen etwas mehr (vgl. Tanja). Der höchste Grad beträgt die Länge eines halben Wirbels und einer ganzen Bandscheibe (Fig. 12; Fall 2).

Infracostales Feld der Pleura-Säcke. Es fehlt dem normalen Verhalten. Sein Auftreten beim Bestande von 12 Rippen entspricht einer primitiven Anordnung, in welcher die Rückbildung der 13. Rippe der cranialen Verlagerung der Pleura vorausgeeilt ist. Das Überschreiten des thoracalen Gehäuses durch die Pleura ist von Pansch beobachtet, seitdem öfters festgestellt worden. Auf der Fig. 12 (Fall 2) liegt es rechterseits vor und fällt mit einem vertebralen Tiefstand der Grenzlinie zusammen. Infracostale Felder werden auch in denjenigen Fällen vorgelegen haben müssen, in welchen die Grenzlinie unterhalb des 12. Wirbels geendigt hat. Tanja beobachtete deren 14 (1891. Seite 194. III, 2a, b).

Ein infracostales Feld wird beim Fehlen einer 12. Rippe wahrscheinlich vorhanden sein. Beobachtungen hierüber liegen jedoch nicht vor.

Infrapleurale Lage der 12. Rippe. Sie stellt das Gegenspiel der vorigen Erscheinung dar, insofern die Verschiebung der Pleura-Säcke in cranialer Richtung einer gleichwertigen Rückbildung der 12. Rippe vorausgeeilt ist. Sie fällt immer mit einem progressiven Befunde an der Pleura zusammen. Ein ausgesprochener asymmetrischer Zustand erscheint auf Fig. 12 (Fall 4). Die beiden von Tanja beschriebenen Beobachtungen mit einem Endstande der vertebralen Grenzlinie vor dem unteren Rande des 11. Brustwirbels waren mit suprapleural gelegenen 12. Rippen versehen (Fall 22 und 23).

Wechselbeziehungen zwischen Höhenstand der Grenzlinie und letzter Rippe kommen unter normalen Verhältnissen zu vollem Ausdrucke; sie lockern sich in abnormen Zuständen des Höhenstandes der Pleura und ziehen dann einerseits das Auftreten eines infra-

costalen Feldes der Pleura-Säcke, anderseits die suprapleurale Lage der 12. Rippe nach sich.

Abnorme Zustände im Bestande von Rippen dürften ebenfalls eine Abhängigkeit des Standes der Grenzlinie im Gefolge haben. Hierüber ist nur sehr wenig bekannt. Wir wissen aber, daß die Grenzlinie in Fällen mit sehr stark verkümmertem 12. Rippenpaare einen höheren Stand einnehmen kann (vgl. Tanja, Fall 18, 23), daß ihre Verschiebung dann gleichen Schritt mit der Rückbildung der 12. Rippe hält. Wie die Pleura bei der Anwesenheit von 14 und 13 oder von nur 11 Rippen sich verhalte, bleibt festzustellen. In gleicher Weise stehen Beobachtungen aus über den Einfluß der Vermehrung und der Verminderung präsacraler Wirbel.

Die Verwertung aller berücksichtigten Tatsachen lehrt, daß der Höhenstand des Caudalendes der vertebralen Grenzlinie bei allen Primaten um 5 Wirbel und $5^1/_2$ Bandscheiben schwankt. Dabei differiert die Zahl thoraco-lumbaler Wirbel um 7 (bei einem Bestand von 23—16).

Die craniale Verschiebung der Pleura vollzieht sich also in der ganzen Reihe nicht im gleich raschen Tempo wie die Ausschaltung präsacraler Wirbel.

Diese Erscheinung ist bei Halbaffen deutlichst ausgesprochen: denn die Verschiebung an der Pleura beträgt die Länge von 4 Wirbeln und $3^1/_2$ Bandscheiben.

Bei den Affen wird eine Gleichheit der segmentalen Pleura-Verschiebung und des Ausfalles präsacraler Wirbel beobachtet. Die Zahl ist 4. Für die einzelnen Abteilungen der Simier trifft dies aber nicht zu, was sich aus der folgenden Zusammenstellung ergibt.

	Verschiebung der vertebralen Pleura-Wand über		Schwankung in der Zahl präsacraler Wirbel:
	Wirbel	Bandscheiben	
Papio	1	$1^1/_2$	2
Macacus	$2^1/_4$	$2^1/_2$	1
Hylobates	$1^1/_2$	1	1
Anthropomorphae . . .	$3^1/_2$	3	2
Schimpanse	2	2	0
Gorilla	1	1	2
Orang	$^1/_2$	0	0

Die craniale Verschiebung der Pleura, nach der Zahl von Wirbeln gemessen, schwankt bei den Affen in der Regel mehr, als der

Ausfall von präsacralen Segmenten beträgt. Bei *Papio* und Gorilla ist das Gegenteil der Fall. Die Schwankungen an der Pleura sind in den einzelnen Abteilungen verschieden lebhaft und zeigen eine gewisse Selbständigkeit. Immerhin nehmen sie im ganzen ab und betragen beim Orang nur noch eine halbe Wirbellänge.

Verschiedene Lebhaftigkeit der Schwankungen kommt bei den Arten einer Gattung vor. So liegen bei *Hylobates syndactylus* konstante Zustände vor; während die Schwankungen bei *Agilis* allein denen der ganzen Gattung entsprechen.

Verschiebungen der Pleura schwanken beim Menschen um $1^1/_2$ Wirbel und 2 Bandscheiben.

Mensch und Schimpanse stimmen bei gleicher Zahl präsacraler Wirbel im Breitegrade der Pleura-Verschiebungen am meisten überein. Sie vollziehen sich aber beim Schimpanse in mehr caudal gelegenen Gebieten, übertreffen jedoch bei 3 Exemplaren diejenigen bei vielen menschlichen Individuen, allerdings nur um eine halbe Wirbellänge.

Orang und *Hylobates syndactylus* zeigen bei verschiedener Anzahl präsacraler Segmente die größte Konstanz im Höhenstande der vertebralen Grenzlinie.

Es ist demnach eine verschiedene Fixation in der Organisation der einzelnen Gattungen und selbst der einzelnen Arten eingetreten. Herrscht auf der einen Seite noch eine lebhafte Bewegung, so ist auf der andern Seite ein Stillstand eingetreten.

Der in der ganzen Primatenreihe leicht erkennbare, lebhafte Verschiebungsvorgang der Pleura-Säcke vollzieht sich in den einzelnen Abteilungen nicht gleichmäßig, sondern hier lebhaft und dort in beschränktem Maße. Er kann sogar wie bei *Syndactylus* ausgeschaltet sein.

Infracostales Feld der Pleura = Suprapleurale Lage der letzten Rippe. Das infracostale Feld der Pleura erreicht die Höhe von einem halben bis drei Wirbel bei den Halbaffen. Es vergrößert sich bei Formen mit einer kleineren Rippenzahl und ist bei *Chiromys* mit 12 Rippen und 19. thor.-lumb. Wirbeln am höchsten.

Bei einigen niederen Affen (*Ateles*, *Papio*, *Semnopithecus*) schwankt die Höhe des infracostalen Pleura-Feldes zwischen $1^1/_2$ und $^1/_2$, bei andern (*Macacus*) zwischen $2^1/_2$ und 0 Wirbelhöhe. Die Rückbildung von Rippen schreitet also in verschiedenem Maße der Cranialverschiebung der Pleura voraus. Dabei können beide zusammenfallen (*Macacus*).

Bei *Hylobates* beträgt das Feld $1^1/_2$ bis $^1/_2$ Wirbelhöhe, ähnlich wie bei *Papio*.

Unter den Anthropomorphen zeigt Schimpanse auf der einen Seite ein 2 Wirbel hohes infracostales Feld der Pleura, anderseits das Fehlen eines solchen. Bei Gorilla ist das Feld nicht nur ausgeschaltet, sondern die Pleura ist sogar über den Thoraxrand emporgeschoben, so daß die letzte Rippe eine suprapleurale Lage einnimmt.

Orang zeigt das eine Mal den Stand der Pleura in der Höhe der letzten Rippe, das andre Mal über ihr. In dem einen Falle fehlt das infracostale Pleura-Feld, in dem andern ist eine suprapleurale Lage der letzten Rippen an seine Stelle getreten.

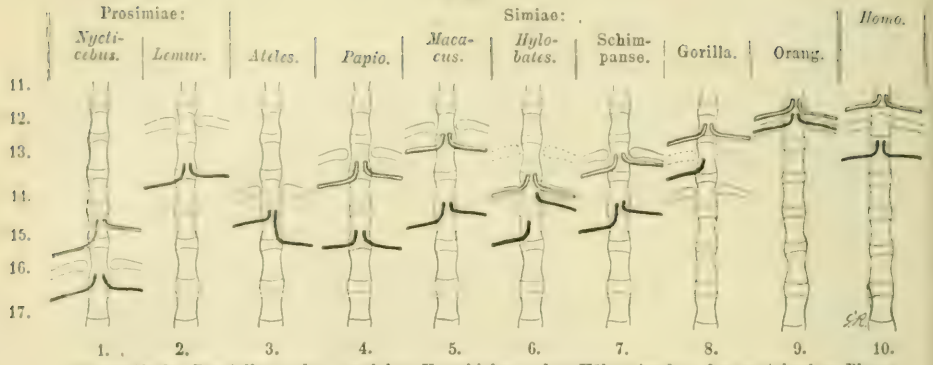
Beim Menschen wird normalerweise ein infracostales Feld vermißt. Es wird ausnahmsweise angetroffen. Ebenso kann die letzte Rippe ohne Beziehung zur Pleura sein, eine subpleurale Lage einnehmen.

Morphologische Bedeutung. Anwesenheit, allmähliche Einschrumpfung, völlige Ausschaltung des infracostalen Pleura-Feldes ordnen sich ebenso wie die erst bei Anthropomorphen und beim Menschen auftretende Lage der letzten Rippe in einen den ganzen Primatenstamm beherrschenden Verlagerungsvorgang der Pleura-Säcke in cranialer Richtung ein. Es ist bisher nicht gelungen, eine Verschiebung letzterer in umgekehrter Richtung auch nur einigermaßen plausibel zu machen.

Jedwedes Auftreten eines infracostalen Pleura-Feldes gestattet einen Rückschluß auf die Rückbildung von Rippen in dessen Bereiche. Ist das Feld klein, wie in den abnormen Fällen beim Menschen, so könnte in ihm eine embryonal regelmäßig angelegte Rippe auch erhalten sein. Ist das Feld groß, wie bei *Chiromys*, so kann der Nachweis embryonaler Rippenanlagen in ihm vielleicht nicht mehr möglich sein. Das würde aber nicht gegen das einstmalige Vorhandensein eingewendet werden können, da auch letzte Reste von Rippenanlagen ausgeschaltet werden können.

Das infracostale Feld dehnt sich erfahrungsgemäß bei Primaten caudalwärts niemals über diejenige Zone aus, in welcher nicht bei ursprünglicheren Formen Rippen angetroffen werden. *Peridicticus* und *Nycticebus* je mit 16 Rippen erklären die größte bekannt gewordene Ausdehnung des infracostalen Feldes bis zum 16. thor.-lumb. Wirbel.

Fig. 13.



Schematische Darstellung der cranialen Verschiebung des Höhenstandes der vertebralen Pleura-Grenzlinien bei den Primaten. Die Schwankungen im Höhenstande sind bei den einzelnen Abteilungen angegeben. Die dunklen einfachen Linien zeigen den primitiven, die Doppellinien den differenteren Zustand an. Auf den Fig. 6 u. 8 sind die punktiert geführten letzten Rippen auf den differenten Zustand des Pleura-Befundes zu beziehen, die einfach liniierten auf den primitiven. Auf allen andern Figuren ist das letzte Rippenpaar für die primitiven und differenten Befunde das gleiche; es ist einfach liniiert.

	Größte caudale Ausdehnung der vertebralen Pleura-Grenzen, nach thoraco-lumbalen Wirbeln bemessen	Zahl der Rippen	Größte Ausdehnung des infra-costalen (lumbalen) Pleura-Feldes, nach Wirbel-längen be-messen	Kleinste Ausdehnun
Prosimiae.				
1. *Peridicticus*	17. ob. Rand	16	1/2	1/2
2. *Nycticebus*	17.—16.	16	1/2	0
3. *Loris*	16. (Mitte)	15	1	1
4. *Chiromys*	16.—15.	12	3 1/2	3 1/2
5. *Tarsius*	15. (Mitte)	13	2	2
6. *Galago*	14. (Mitte)	13	1	1
7. *Lemur*	14. (ob. 1/4)	12	1 3/4	1 3/4
Simiae.				
1. *Ateles*	16.—15.	14	1 1/2	1 1/2
2. *Papio*	15.—14.	13	2 1/2	1/2
3. *Macacus*	15. (ob. 1/4)	12	2 3/4	1/2
4. *Semnopithecus*	14.—13.	12	1 1/2	1 1/2
5. *Hylobates*	15. (unt. Rand)	14	1 1/2	1/2
6. Schimpanse	15. (Mitte)	13	2	0
7. Gorilla	13. (unt. Rd.)	14	0	0
8. Orang	12. (Mitte)	12	0	0
Mensch	13.	12	1	0

Der vertebrale Stand der Pleura-Säcke gestattet demnach Rückschlüsse auf stattgehabte Veränderungen am Rumpfskelete.

Die tiefsten und höchsten Stände der vertebralen Pleura-Grenzen, sowie die segmentalen Größen der infracostalen Felder sind für die Halbaffen, Affen und den Menschen aus der Fig. 13 ablesbar. Sie lassen sich, wie folgt, zu einer Reihe ordnen. Hierbei ist aus der Angabe der Rippenzahl die segmentale Ausdehnung des ganzen Feldes je zu erkennen.

Peridicticus und *Nycticebus*. Das Herabreichen der Pleura bis vor den 17. Wirbel kann im obigen Sinne gedeutet werden, weil ein Fall mit 17 Rippen bei *Nycticebus* bekannt ist (vgl. Flower[1]).

Die Befunde bei andern Halbaffen bieten in der Deutung der infracostalen Felder als ursprünglicher Abschnitte des Thorax keine Schwierigkeiten, da für die Stammform mindestens die Zahl von 17 Rippen, wie bei *Nycticebus*, anzunehmen ist.

Ateles. Der Tiefstand des infracostalen Pleura-Feldes zwischen 16. und 15. Wirbel setzt voraus, daß das Genus *Ateles* 15 Rippen besessen habe.

Für *Macacus, Hylobates* und Schimpanse muß ein gleiches wie für *Ateles* angenommen werden.

Bei Gorilla und Orang ist bisher kein infracostales Pleura-Feld beobachtet worden. Die unterste Rippe ist aus dem Bereiche des Brustfelles herausgerückt, nimmt also eine infrapleurale Lage ein.

Mensch. Alle Befunde sind im obigen Sinne zu deuten, da 14 Rippenpaare beim Menschen bekannt sind, eine 13. Rippe sich regelmäßig in früher embryonaler Zeit anlegt.

Rückschlüsse aus den Befunden an der Pleura auf nähere oder entferntere Stammesverwandtschaft.

Nimmt man die Halbaffen als eine verwandtschaftlich enger zusammengehörige Gruppe, so darf ihre Ablösung vom gemeinsamen Primatenstamme als früh erfolgt angenommen werden, da sie die Formen mit den primitivsten Befunden, wie *Peridicticus*, *Nycticebus* und *Loris*, in sich fassen. Eine hochgradige Spezialisierung trat bei andern Vertretern ein. Sie erwarben, wie *Galago* und *Lemur*, Umbildungen an den Pleura-Säcken, ähnlich denen bei *Leuciscus* und Schimpanse. Sie mit diesen in irgendwelchen innigeren Verband zu setzen, ist unstatthaft.

---

[1] Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Nach der 3., unter Mitwirkung von Dr. H. Gadow durchgesehenen Originalausgabe. Leipzig 1888.

In welcher Reihenfolge die Abteilungen der Simier vom Stamme sich abgelöst haben, entscheiden die Pleura-Befunde nicht, da sie alle zwanglos von einem einzigen niederen Zustande abgeleitet werden können.

Mit Sicherheit lehren aber die Tatsachen, daß das Genus *Hylobates* mit den untersuchten *Macacus*-Arten keine engeren Beziehungen habe, da diese bezüglich der Pleura-Säcke höher organisiert sind als die im ganzen höher stehenden Hylobatiden. Schimpanse verhält sich wie *Hylobates* zu *Macacus*.

Ob die drei Vertreter der Anthropomorphen nach gemeinsamer oder selbständiger Ablösung vom Primatenstamme aus ihre Entwicklung genommen haben, darüber erhalten wir keine Auskunft. Daß sie später als die andern Simier vom Stamme sich loslösten, wird durch die Befunde wahrscheinlich gemacht, aber nicht mehr als dies, da *Sphinx*, *Macacus* und *Semnopithecus* spezialisierter sind als Schimpanse.

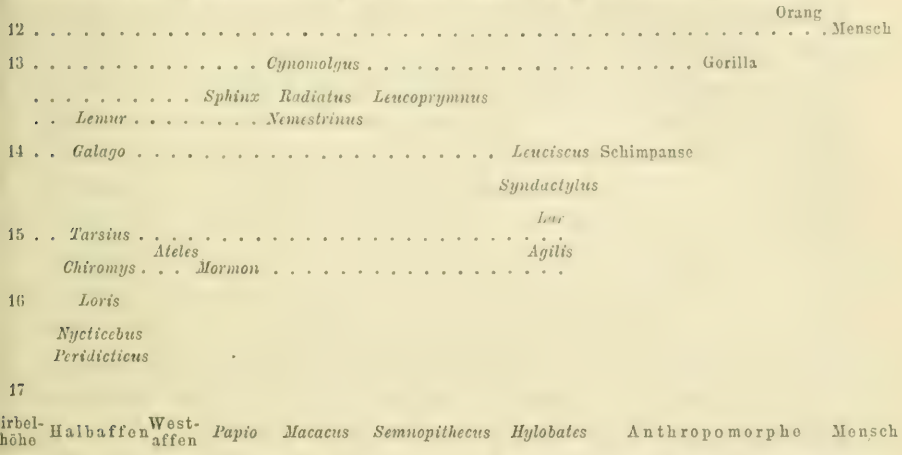
Gorilla und Orang, je als letzter Überrest einer selbständigen Gruppe aufgefaßt, erscheinen als Ausläufer derselben. Sie haben unter den Affen die höchste Umwandlung an den Pleura-Grenzen erfahren.

Gegen einen engeren Anschluß von Schimpanse an das Genus *Hylobates* sprechen die Tatsachen nicht. Auch Gorilla und Orang können von ihm abgeleitet werden. Sicherheit hierüber besteht nicht.

Der Mensch kann mit Schimpanse und Gorilla in einer näheren Beziehung wohl gedacht werden, da diese die hierzu erforderlichen primitiven Einrichtungen an den Pleura-Säcken aufweisen. Ihn mit Orang enger zu verknüpfen, ist jedoch unstatthaft, da dieser spezialisierter ist als der Mensch. Ihn unabhängig von den Anthropomorphen oder von einer gemeinsamen Stammform mit ihnen herzuleiten, widerstreitet dem Tatbestande nicht; denn je tiefer man für eine jede Abteilung die Loslösung vom Stamme annimmt, um so leichter sind die anatomischen Tatsachen zu erklären.

Wenn der Ursprung der einzelnen Abteilungen vom gemeinsamen Stamme unbekannt bleibt, so tritt für sie die Entfernung von der Urform in den Tatsachen deutlicher hervor, welche durch die Umwandlung an den Pleura-Säcken ausgesprochen sind. Stellen wir die Formen mit gleichem Bau auf eine gleiche Linie und ordnen sie von unten nach oben, so ist damit ihre Entfernung vom Stamme angezeigt. In der folgenden Zusammenstellung, welche keine end-

gültige sein kann, ist ein Mittelzustand für eine jede Form, aus der Summe von Wahrnehmungen erschlossen, angenommen worden.



Die Summe der so geordneten Tatsachen ist am unverfänglichsten derartig zu verstehen, daß von verschiedenen Seiten, nach selbständiger und an mehreren Orten erfolgter Ablösung vom Stamme, eine gleiche Höhe in der Organisation erklommen worden ist. Das Ergebnis der gleichartigen Umwandlungen erscheint uns in konvergenten Erscheinungen.

Wechselbeziehung zwischen tiefstem Stande der vertebralen Pleura-Grenzlinie und der Zahl von Rippen.

Sie besteht, ist aber keine ganz innige. Sie tritt unter den Prosimiern bei *Peridicticus*, *Nycticebus* und *Loris* deutlich in die Erscheinung, also bei Formen, welche bezüglich der Rippenzahl den niedrigsten Rang einnehmen. Hinwiederum ist die Korrelation beim Orang und Menschen eine ausgesprochene. Sie verhalten sich hinsichtlich des Besitzstandes an Rippen am differentesten. Unter den Affen kommt eine nähere Wechselbeziehung bei *Sphinx*, *Nemestrinus*, *Sinicus*, bei einigen Individuen von *Cynomolgus* und *Hylobates* und an einem Exemplare von Schimpanse zum Ausdrucke. Andre Formen der Prosimier und Simier zeigen diese nahen Beziehungen nicht.

Wechselbeziehung zwischen tiefstem Stande der vertebralen Grenzlinie und der Zahl präsacraler Wirbel.

Auch sie besteht, ohne jedoch eine sehr enge zu sein. Sie wird deutlichst erkennbar unter Berücksichtigung der Tatsache, daß

bei Halbaffen einerseits die höchste Zahl von 23 thoraco-lumbalen Wirbeln mit dem tiefsten Stande, anderseits die niederste Zahl von 19 Wirbeln mit dem Höchststande der vertebralen Grenzlinie zusammentrifft. Ebenso augenfällig wird die innige Wechselbeziehung durch die Erscheinung, daß Orang mit der geringsten Anzahl thoraco-lumbaler Wirbel überhaupt (16) auch den höchsten Stand der Grenzlinie erreicht hat. Sie wird außerdem durch Befunde nahe gerückt, in denen wie bei *Papio* und Gorilla Individuen mit größerer Wirbelzahl auch einen tieferen Stand an der Grenzlinie aufweisen.

Die Wechselbeziehung erscheint aber gelockert bei Gegenüberstellung der Tatsachen, welche den gleichen Stand der Grenzlinie sowohl beim Menschen mit 17 als auch beim Orang mit 16 thoraco-lumbalen Wirbeln zeigen, oder derjenigen Erscheinungen, nach welchen Gorilla mit 18 und Schimpanse mit 17 thoraco-lumbalen Wirbeln einen höheren Stand der Grenzlinie besitzen als *Hylobates* mit gleicher Wirbelzahl.

Weiterhin wird eine Störung in der Wechselbeziehung bemerkbar durch die verschiedene Standhöhe an der Pleura bei Formen mit gleicher Wirbelzahl, z. B. mit 18 bei *Ateles*, *Macacus*, *Hylobates*, oder mit 17 beim Schimpanse und Menschen. Tiere mit 20 oder 19 Wirbeln (*Papio mormon*) können einen höheren Pleura-Stand führen als solche mit nur 18 Wirbeln (*Ateles*, *Hylobates agilis*). Der Stand der Grenzlinie kann fernerhin der gleiche sein, trotzdem eine individuelle Schwankung in der Wirbelzahl besteht. Das ist bei *Hylobates* der Fall. Und schließlich treten individuelle Schwankungen zutage, nach welchen die größere Wirbelzahl mit einem höheren Pleura-Stande gepaart sein kann. Dies trifft bei *Macacus cynomolgus* mit 19 und mit 18 Wirbeln zu.

Läßt sich daher eine Wechselbeziehung zwischen beiden anatomischen Einrichtungen bei den Primaten im großen sowie im kleinen Verbande einerseits nachweisen, so ist anderseits zuzugeben, daß die gesetzmäßige Erscheinung vielfach Einschränkungen und scheinbare Durchbrechungen erfährt.

Ursachen der Störungen in der Wechselbeziehung zwischen Verminderung präsacraler Wirbel und Verlagerung der Pleura-Säcke in cranialer Richtung.

Der Grund dafür, daß beide Erscheinungen eine gewisse Unabhängigkeit voneinander bewahren können, beruht zunächst in ihrer

gemeinsamen Beherrschung durch einen Verkürzungsprozeß, welcher den gesamten Rumpf der Primaten stetig der Segmente beraubt.

Die metamere Verkürzung des Rumpfes, für sich ununterbrochen tätig, hat eine craniale Verschiebung der Pleura-Säcke wohl im Gefolge, gewährt ihr aber gewisse Freiheiten. Und zwar deswegen, weil es sich für die Pleura-Säcke in letzter Instanz nicht um die metamere, sondern um die tatsächliche Länge handelt, welche die Wirbelsäule ihnen darbietet. Hiernach ist es aber sehr wohl denkbar, daß eine um Segmente verkürzte Strecke des Achsenskeletes durch kompensatorische Längenzunahme der wenigeren Wirbel das frühere Maß erhalten, vielleicht sogar vergrößern, daß aber auch das Umgekehrte sich einstellen kann.

Dieser Umstand würde zur Erklärung aller oben aufgeführten Inkongruenzen zwischen Skelet und Pleura ohne weiteres herangezogen werden können. Es kommt aber ein andrer Faktor hinzu, welcher gewisse Unbeständigkeiten im Stande der Pleura-Grenzlinien auszulösen vermag. Es ist die Ausbildung der verschiedenen Formen des Brustkorbes mit verschieden großem Raumgehalte. Verschieben sich die Pleura-Säcke vor der Wirbelsäule in craniale Richtung unter dem Einflusse der metameren Rumpfverkürzung, ohne daß eine ergänzende Verlängerung der einzelnen Wirbel stattfindet, so muß der Thorax durch Zunahme an Umfang für die Lungen anderweitig Raum schaffen. Bleibt eine derartige Umformung am Thorax aus, trotzdem präsacrale Wirbel ausgeschaltet werden, so werden die Pleura-Säcke sich nicht cranialwärts verschieben können, und damit ist die Kongruenz der Wechselbeziehungen gestört. Der Möglichkeiten bestehen viele. So wird bei zwei Tieren mit gleicher Zahl präsacraler Wirbel der Stand der Pleura-Grenzen ungleich sein müssen, wenn der Umfang des Brustkorbes ein ungleicher ist.

Hat die Verschiebung der Pleura-Säcke mit der metameren Verkürzung des Rumpfes gleichen Schritt gehalten, und haben beide einen so hohen Grad wie etwa beim Orang erreicht, so muß der Brustkorb, um die Lungen zu bergen, anderweitig an Ausdehnung gewonnen haben. Die Zunahme in die Breite erfüllt diese Ansprüche; sie ist bei allen Anthropomorphen und beim Menschen verwirklicht.

Es ist bisher nicht gelungen, für den Einzelfall die gegenseitige Abhängigkeit von Pleura-Stand, Länge der pleuralen Strecke der Wirbelsäule und Thoraxform genau festzustellen. Es fehlt daher auch das Material für die Vergleichung. Bekannt sind uns indessen viele Tatsachen vom Längenverhältnisse zwischen pleuraler und

peritonealer Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule. Brust- und Bauchhöhle haben sich jeweilig in die zur Verfügung stehende Strecke der Wirbelsäule zu teilen. Es fragt sich, in welcher Weise die Teilung unter stetiger Ausschaltung präsacraler Wirbel sich vollziehe.

Längenverhältnis zwischen pleuraler und peritonealer Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule.

Unter »pleuraler« Strecke ist die Länge vom 1. thoracalen Wirbel bis zum Ende der vertebralen Grenzlinie, unter »peritonealer« Strecke die bis zum 1. Sacralwirbel sich anschließende Länge verstanden. Das Verhältnis zwischen beiden Strecken ergab für die Prosimier die folgende Reihe.

Prosimiae	Verhältnis der pleuralen zur peritonealen Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule	
1. *Chiromys*	2,8 : 1	
2. *Tarsius*	1,85 : 1	
3. *Peridicticus*	1,8 : 1	
4. *Avahis*	1,5 : 1	
5. *Nycticebus*	1,47 : 1	im Mittel
6. *Galago*	1,4 : 1	
7. *Lemur*	1,1 : 1	

Die »pleurale« Strecke beträgt bei *Chiromys* fast das Dreifache der peritonealen, während bei *Lemur* eine Gleichheit beider Längenmaße sich einstellt.

Die Reihenfolge der Befunde deckt sich nun ganz und gar nicht mit der natürlichen, nach Maßgabe des Höhenstandes der vertebralen Grenzlinie aufgestellten Reihe (vgl. S. 7, 26). Der Widerspruch wird dadurch verständlich, daß die Thorax-Form für eine jede Art der Prosimier als eigenartig erkannt worden ist. Die verschiedene Kapazität des Brustkorbes bedingt je besondere Längenmaße an der vertebralen Wand der Pleura-Säcke. Dabei mögen nun noch eigene, von der Bauchhöhle ausgehende Umstände umgestaltend mitwirken. Von solchen wissen wir jedoch zurzeit nichts.

Auch individuelle Schwankungen stellen sich ein. Bei *Nycticebus* schwankt das Verhältnis zwischen 1,6 : 1 und 1,34 : 1.

Bei einigen Exemplaren von *Macacus* sinkt das Längenmaß der »pleuralen« zugunsten der »peritonealen« Strecke und steht tiefer als bei *Lemur*. Die gewonnenen Werte stimmen unter einander ziemlich genau überein, was folgende Tabelle zeigt:

Macacus	Verhältnis der pleuralen zur peritonealen Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule	
1. *Sinicus*	1,02 : 1	
2. *Cynomolgus* ♀	0,92 : 1	Mittel *0,95 : 1*
3. *Cynomolgus* ♂	0,91 : 1	

Die gleichen Werte bei den Individuen lassen auf eine gleichartige Form des Brustkorbes bei ihnen zurückschließen.

Hylobates, Schimpanse, Gorilla und Orang lassen ein Überwiegen der »pleuralen« Strecke ähnlich wie bei den Halbaffen hervortreten. Sie bilden eine rasch abfallende Reihe. Die Rangordnung der vier Formen deckt sich vollkommen mit derjenigen, welche die craniale Verschiebung der vertebralen Grenzlinie zum Ausdrucke bringt (vgl. S. 26), so daß die Verschiebung letzterer mit einer Verkürzung der »pleuralen« Strecke hier zusammenfällt.

Bei *Macacus* ist die Verkürzung der »pleuralen« Strecke um ein bedeutendes fortgeschritten, indessen der Pleura-Stand nicht in gleichem Maße cranialwärts verlagert ist. Der Entwicklungsgang ist auch hier ein durchaus selbständiger. Es ist nicht statthaft, *Macacus* kurzweg als eine niedriger stehende Form als *Hylobates* und die Anthropomorphen zu bezeichnen, da er in dieser Hinsicht höher steht als diese. Das Ergebnis ist weittragend. Es sollte durch neue Beobachtungen an Anthropomorphen geprüft werden.

Die Befunde bei *Hylobates*, Anthropomorphen und beim Menschen sind wie folgt:

	Verhältnis der pleuralen zur peritonealen Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule
1. *Hylobates syndactylus* .	2,3 : 1
2. Schimpanse ♂ . . .	1,8 : 1
3. Gorilla juv. ♀ . . .	1,5 : 1
4. Orang juv. ♂	1,47 : 1
5. Mensch	1,3 : 1 (Mittelwert)

In aufsteigender Reihe, welche Orang beschließt, findet nicht nur eine segmentale, sondern eine wirkliche Verkürzung der vertebralen Wand der Pleura-Säcke statt. Diese Erscheinung muß eine kompensatorische Änderung am Thorax zur Folge haben. Die gewaltige Breitenzunahme desselben, namentlich von Gorilla und Orang bekannt, bewahrheitet die Annahme. Durch sie empfängt der Binnenraum wieder, was er vertebral eingebüßt hat. Die Berücksichtigung mehrerer, in Korrelation stehender Tatsachen nimmt auch hier dem Einzelbefunde das Befremdende.

Mensch.

Beobachtungen an Leichen verschieden alter Personen lassen eine nicht unerhebliche individuelle Schwankung hervortreten. Diese ist begrenzt durch die Verhältnis-Werte von 1,6 : 1 und 1,07 : 1. Es kann also die »peritoneale« Strecke auf Kosten der »pleuralen« um den 0,53. Teil der Schwankungswerte zunehmen.

Das Alter bestimmt die Schwankungen nicht; denn junge und alte Individuen begrenzen hier und dort den Breitegrad.

Die Befunde mit verhältnismäßig langer »pleuraler« Strecke (1,6:1) fügen sich zwischen die von Schimpanse und Gorilla ein, die mit stark verkürzter »pleuraler« Strecke (1,07:1) entfernen sich erheblich von Orang, so daß die relative Verkürzung der »pleuralen« zur »peritonealen« Strecke sich von den Anthropomorphen auf den Menschen nicht allein forterstreckt, sondern bei ihm auch eine weitere progressive Richtung einschlägt.

Der Mittelwert aus 14 Beobachtungen beträgt 1,3 : 1. Mit ihm rangiert der Mensch in obiger Tabelle hinter Orang und beschließt die Reihe der höheren Primaten. Fünf Fälle zeigen den Mittelwert 1,3:1. Sie beziehen sich auf Personen von 47—50 Jahren. Vier Fälle entfallen nach der Indifferenz und fünf nach der Progressivzone. Erstere betreffen Personen im Alter von 7 Monaten bis zu 49 Jahren, letztere solche im Alter von $1^1/_3$ bis 47 Jahren.

Die Verschiebung der vertebralen Wand der Pleura-Säcke und die relative Verkürzung der »pleuralen« Strecke sind bei *Hylobates*, Anthropomorphen und beim Menschen im übereinstimmenden Maße erfolgt. Das spricht nicht gegen die engeren Beziehungen dieser Formen untereinander, aber auch nicht mit Sicherheit für dieselben, da die primitivere *Macacus*-Gruppe mit dem Mittelwerte der »pleuralen« zur »peritonealen« Strecke 0,95:1 die menschlichen

Verhältnisse überholt hat und dadurch die Konvergenzerscheinungen bei den Primaten bereichert.

Die großen individuellen Schwankungen beim Menschen müssen sich mit Verschiedenheiten an dessen Brustkorbe decken. Wir kennen wohl die letzteren, aber nicht den Komplex von Erscheinungen im Einzelfalle.

Rassen-anatomisches ist bisher nicht bekannt geworden. Der Ausbau des Gegenstandes hat an die tabellarisch geordneten Befunde anzuknüpfen.

	Mensch	Alter	Länge der pleuralen Strecke	Länge der peritonealen Strecke	Verhältnis beider Strecken zueinander
1	Knabe	7 Monate	10,4 cm	6,5 cm	1,6 : 1
2	Mann	46 Jahre	28,5 -	18,0 -	1,6 : 1
3	Mädchen	7 Monate	12 -	8,5 -	1,41 : 1
4	Frau	49 Jahre	28 -	19,5 -	1,4 : 1
5	-	41 -	25,3 -	18,5 -	1,3 : 1
6	-	47 -	27,0 -	21,0 -	1,3 : 1
7	Mann	49 -	27,5 -	21,0 -	1,3 : 1
8	-	49 -	25,0 -	19,0 -	1,3 : 1
9	-	50 -	24,5 -	19,0 -	1,3 : 1
10	-	47 -	25,0 -	20,5 -	1,22 : 1
11	Frau	26 -	24,0 -	20,0 -	1,2 : 1
12	Mädchen	1⅓ -	12,0 -	10,3 -	1,16 : 1
13	Frau	44 -	26,0 -	22,5 -	1,15 : 1
14	Mann	56 -	22,0 -	20,5 -	1,07 : 1

Die Länge der »pleuralen« Strecke des thoraco-lumbalen Abschnittes der Wirbelsäule beträgt bei Erwachsenen von 27—56 Jahren im Mittel 25,7 cm, die der »peritonealen« Strecke 19,9 cm. Das Verhältnis beider Strecken zueinander beträgt auch hier 1,3 : 1.

Beobachtungen an jugendlichen Individuen sind zu spärlich und diese zugleich so verschiedenen Alters, daß sie für Schlußfolgerungen unzureichend sind. Embryonale Befunde liegen nicht vor.

2. Sternale Grenzlinien.

Sie fallen mit dem Übergange der beiderseitigen mediastinalen in die sterno-costale Pleura zusammen und liegen ursprünglich hinter dem Brustbeine. Bei lateraler Verlagerung werden sie hinter sternalen oder sternal gewesenen Rippen gefunden.

Von der Grenzlinie ist das mediastinale Pleura-Blatt jederseits, zwar auf Umwegen, aber schließlich zur Seitenfläche der Speiseröhre

verfolgbar. Durch diese regelmäßige Beziehung zum Anfangsteile des Vorderdarmes kommt ein sagittal gestelltes Doppelblatt der Serosa zustande, welches ein Mesooesophageum ventrale ist. In dieses sind Herz, Thymus, Vena cava inferior mit ihrem thoracalen Abschnitte und die Nervi phrenici eingelagert; diese Organe bedingen naturgemäß streckenweise eine Entfernung beider Blätter des Mesooesophageum ventrale voneinander. Der durch diese Organe erfüllte, von den Pleura-Blättern beiderseits begrenzte Raum ist das vor dem Vorderdarm gelegene Cavum mediastinale ventrale.

Ursprünglich schließen die sternalen Grenzlinien hinter dem Brustbeine aneinander. Von ihnen gelangt ein mediastinales Doppelblatt dorsalwärts zu Thymus, Herzbeutel und unterhalb von ihm zur Cava inferior. Erst von ihnen aus erreicht die Serosa jederseits die Speiseröhre. Die zwischen Brustbein und den genannten Organen ausgedehnten Strecken des ventralen Mesooesophageum können als seröse Bänder, und zwar als Ligamentum thymo-sternale, Ligam. pericardiaco-sternale und Ligam. cavo-sternale unterschieden werden.

Sie bestehen bei niederen Säugern und stellen sich bei niederen Primaten in aller Ursprünglichkeit wieder ein. Sie erleiden bei höheren Primaten eine hochgradige Veränderung, welche die serösen Bandapparate allmählich vollkommen verschwinden läßt. Die Ursache dieses Wechsels der Erscheinungen liegt in der Umgestaltung des Brustkorbes und der mit ihr Hand in Hand gehenden Verlagerung des Herzens.

Im unmittelbarsten Zusammenhange hiermit wird der primitive Anschluß beider sternalen Grenzlinien aufgehoben. Es tritt ein differenterer Zustand ein, der durch die Verlagerung des Herzens gegen das Brustbein zu verursacht wird und mit der Anlagerung des Herzbeutels an das Sternum endigt. Die sternalen Grenzlinien rücken im entsprechenden Gebiete auseinander. Auf diese Weise verschwindet ein Ligam. pericardiaco-sternale; die sterno-costale Pleura setzt sich unmittelbar in die Lamina pericardiaca fort.

Ein Ligamentum cavo-sternale erlöscht völlig unter der Annäherung und schließlichen Verwachsung des Herzbeutels mit dem Zwerchfelle.

Der gut gekannte, zusammengesetzte Vorgang, welcher bei den Affen sich abspielt, gestattet stets eine endgültige Beurteilung des jeweilen vorliegenden, anatomischen Befundes bezüglich der Indifferenz oder Weiterbildung irgend einem Vergleichsobjekte gegenüber.

Das orale Ende der sternalen Grenzlinien empfängt ein eintöniges Gepräge durch deren Übergang in die Begrenzung der nur wenig veränderungsfähigen Pleura-Kuppeln. Die Grenzlinien pflegen hinter den Gelenken zwischen Sternum und Clavicula, also weit entfernt voneinander zu lagern, um erst hinter dem Manubrium caudalwärts sich einander zu nähern. Luftröhre und die großen Gefäße des Halses und der oberen Gliedmaße nehmen den Raum zwischen beiden Pleura-Säcken hier ein.

Das aborale oder abdominale Ende unterliegt den größten Schwankungen. Es steht in Wechselbeziehung zum Aufbaue der vorderen Thoraxwand und pflegt in der Nachbarschaft der letzten sternalen Rippe zu liegen. Mit der Rückbildung sternaler Rippen, welche stets im unteren Gebiete den Verband mit dem Brustbeine aufgeben, verlagert sich das aborale Ende der Grenzlinien in oraler Richtung. Es findet also entsprechend der Abnahme sternaler Rippen eine Verschiebung der Pleura-Säcke in oraler Richtung statt. Dieser Vorgang äußert sich bei den Halbaffen lebhaft; er betätigt sich bei den niederen Affen in geringerem Grade, um bei den höheren mehr und mehr eingedämmt zu werden, da die Zahl sternaler Rippen auf sieben beschränkt zu sein pflegt.

Die Verschiebung der aboralen Enden der sternalen Grenzlinien hält bei den einzelnen Individuen sowie innerhalb der Primaten-Abteilungen ungefähr gleichen Schritt mit den vorgeführten Verlagerungen an den vertebralen Grenzlinien. Diese Erscheinung steht im Einklange mit der Erfahrung, daß die Verminderung sternaler Rippen mit der Verminderung thoraco-lumbaler Wirbel im großen und ganzen zusammentrifft, und letztere die craniale Verlagerung der vertebralen Grenzlinien verursacht. Analoge Vorgänge spielen sich also dorsal und ventral an den Pleura-Säcken ab.

Der Gesamtkomplex der Umwandlungen ist hier wie nirgends ein mathematisch strenger. Auch in den Schwankungen tritt ein Parallelismus dorsal und ventral auf.

Schreitet die Rückbildung sternaler Rippen, d. i. die Loslösung der Rippen vom Sternum, rascher fort als die orale Verschiebung der Enden der Grenzlinien, so äußert sich diese Art der Überholung darin, daß die Grenzlinien abdominalwärts über die vordere Thoraxwand und in die skeletfreie Rumpfgegend, welche dem Abdomen zufällt, sich ausdehnen. Dieses dann von der Pleura bestrichene Feld des Abdomen besaß einmal eine Skeletwand, welche jetzt aber verschwunden ist. So kommt es, daß die ventralen Grenzlinien einen

thoraco-abdominalen Charakter haben können. Die abdominale Strecke ist einmal eine sternale gewesen: sie hat sich erhalten trotz des Verlustes der Skeletwand. Sie trägt stets, soweit es bekannt ist, die Eigenschaft eines primitiven Zustandes. An den vertebralen Grenzlinien stellt sich in ähnlicher Weise ein lumbales oder infracostales Feld ein, sobald die Rückbildung der Rippen der cranialen Verschiebung der Pleura-Säcke vorangeschritten ist.

Ein abdominales Feld der Pleura-Säcke kann ebenso wie ein lumbales bei niederen und höheren Primaten auftreten. Selbst beim Menschen wird es angetroffen.

Eilt die orale Verschiebung an den Enden der sternalen Grenzlinien der Rückbildung sternaler Rippen voraus, so enden die Grenzlinien hinter der vorletzten oder hinter höher gelegenen Sternalrippen. Diese Erscheinung kann indessen bei den Anthropomorphen eine Steigerung durch die Lage des Herzens erfahren, welche wiederum durch die Form des Thorax verursacht wird. Es werden daher zweierlei, ineinandergreifende Vorgänge bei der vorauseilenden Verschiebung der Grenzlinien auseinanderzuhalten sein. An den vertebralen Wandungen der Pleura konnte die Cranialverschiebung die Ausschaltung von Rippen ebenfalls überholen. Die letzte Rippe nahm dann eine infrapleurale Lage ein.

Entspricht die Lage des aboralen Endes der Grenzlinien der Höhe der letzten Sternalrippe, was nicht selten der Fall ist, so haben eben Rückbildung am Skelet und Verschiebung an der Pleura gleichen Schritt gehalten. An der vertebralen Wand wurden analoge Zustände in gleicher Weise beurteilt. —

Unter Verwertung dieser Gesichtspunkte erhalten die bekannt gewordenen Tatsachen eine Bedeutung nach verschiedenen Richtungen.

a. Prosimiae.

Beide sternalen Grenzlinien schließen bei allen Formen eng aneinander. Sie trennen sich oralwärts erst in der Höhe der zweiten oder dritten Rippe, um jederseits die Pleura-Kuppel zu erreichen. Ein Ligamentum thymo-pericardiaco-sternale besteht als seröses Doppelblatt. Das Herz bleibt von der vorderen Thoraxwand durchweg entfernt.

Die Grenzlinien nehmen in der Regel eine mediane Lage ein, weichen nur zuweilen nach der linken Körperseite ab. Pleura-Säcke und Lungen sind demgemäß ventral auf beide Hälften des Thorax gleich verteilt. Dabei kann das Herz in ursprünglicher Weise mit

seiner Längsachse median, oder in abgeänderter Art schief gestellt sein, ohne die Lage der Grenzlinien zu beeinflussen. Bei starker Linkslage des Herzens können diese eine entsprechende Verlagerung der Grenzlinien nach sich ziehen (*Arahis*, Fig. 20).

Die aborale Ausdehnung der Grenzlinien ist einem hochgradigen Wechsel unterworfen. Gemeinsam kommt allen untersuchten Formen ein abdominales Feld der Pleura-Säcke zu. Es liegt im Bereiche von asternalen Rippen, welche aber sternale gewesen sind. Die Wechselbeziehung zwischen Höhenstand der abdominalen Enden der Grenzlinien und letzter Sternalrippe ist überall unverkennbar, zuweilen verwischt durch die immerhin ausgesprochene Selbständigkeit der Rückbildung sternaler Rippen und der oralen Verschiebung der Pleura-Säcke.

Die nachweisbare Verkürzung an der ventralen (sternalen) Thoraxwandung beträgt fünf Segmente. Die Verschiebung der Pleura-Säcke in oraler Richtung vollzieht sich über eine gleiche Anzahl von Segmenten.

Die segmentale Verkürzung der ventralen Thoraxwand hält ungefähr gleichen Schritt mit der an der dorsalen Wand. Analogerweise entsprechen einander die oralen Verschiebungen der Pleura-Säcke dorsal und ventral. Neuer Raum für die Bergung der zum ganzen Körper im bestimmten Verhältnisse bleibenden Lungen wird kompensatorisch durch die Umänderung des Brustkorbes geschaffen. Schlank bei primitiven, breit bei den abgeänderten Formen wird der Thorax angetroffen. Die Lungen werden im breiten Thorax mehr auf die Seiten verlegt.

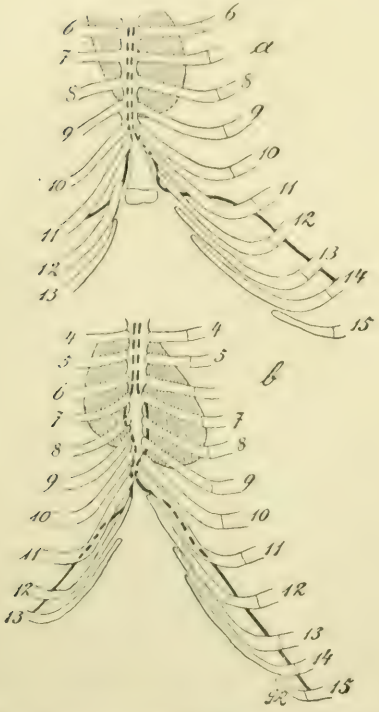
Thoraxform und Ausdehnung der Pleura-Säcke befinden sich in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse. Sie sind auch abhängig von der Anzahl der Bausteine am ganzen Rumpfe. —

Nycticebus tardigradus. Die dicht nebeneinander gelegenen Grenzlinien halten die Medianlinie inne; sie erreichen in ihr die Verbindungsstellen des elften sternalen Rippenpaares mit dem Brustbeine. Von hier aus weichen sie in aboraler Richtung auseinander, bestreichen etwa die Seitenränder des Schwertfortsatzes, erreichen darauf das freie Ende der 12. Rippe oder kreuzen deren Knorpel oder betreten den Raum zwischen 11. und 12. Rippe. Diese Zustände treten auf Fig. 14*a* und *b* zutage; sie zeigen die Grenzlinie in engerer Beziehung zur 12. Rippe. Sie wird bei *Nycticebus* zuweilen als Sternalrippe noch angetroffen. Auch ist ihre Entfernung

vom Brustbeine an beiden Individuen hier so gering, daß sie die sternale Eigenschaft nicht lange aufgegeben haben dürfte. Die Grenzlinien beziehen das 12. Rippenpaar noch in das Brustbeingebiet hinein. Tatsächlich besteht aber ein kleines abdominales Feld der Pleura-Säcke; es liegt aboral von der letzten (11.) Sternalrippe.

Fig. 14.

Nycticebus tardigradus.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke zweier Individuen von *Nycticebus tardigradus*. 1/2. Das Brustbein ist mit 11 Rippenpaaren verbunden. Die 12. Rippe ist allenthalben in das abdominale Feld der Pleura-Wand hineinbezogen. Die Umrisse des Herzens sind senkrecht auf die Thorax-Wand eingestellt. *a* gravides Tier; *b* junges Individuum.

Die linke Grenzlinie der Fig. 14*a* entfernt sich am weitesten von der Sternalverbindung der 11. Rippe; die Strecke beträgt einen ganzen Zentimeter.

Während die Fig. 14*a* die Berührung der Grenzlinien in oraler Ausdehnung zeigt, ist beim andern Exemplare der Fig. 14*b* ein Auseinanderweichen von der 6.—10. Rippe wahrnehmbar. Fettanhäufungen, bis an den Herzbeutel heranreichend, verursachten diesen Zustand.

Der Höhenstand des aboralen Endes der Grenzlinien fällt mit den Spitzen des 12. Rippenpaares zusammen. Das kleine abdominale Feld links auf Fig. 14*a* gibt der Vermutung Raum, daß auch die 13. Rippe einmal mit dem Brustbeine verbunden gewesen ist.

Peridicticus Potto (Fig. 15). Die linke sternale Grenzlinie verläßt das Brustbein in der Mitte des Schwertfortsatzes und gelangt in querer Verlaufsrichtung hinter den Knorpel der letzten, der 11. Sternalrippe. Dabei berührt sie die Spitze der 12. Rippe.

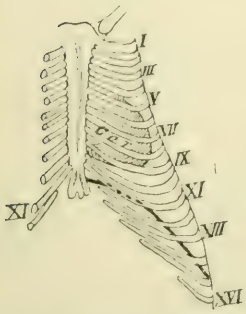
Ein dreieckiges, abdominales Feld der Pleura wird vom Schwertfortsatz, von der 11. Sternalrippe und der Grenzlinie eingefaßt. Es deutet darauf hin, daß die 12. Rippe das Feld durchzog und mit dem Sternum wie bei *Nycticebus* einmal verbunden gewesen ist.

Chiromys madagascariensis (Fig. 16). Von der Höhe des 3. Rippenpaares an sind die Grenzlinien geschlossen bis zur Mitte des Processus ensiformis zu verfolgen. Sie lagern etwas rechts von der Mittellinie. Oralwärts von der 3. Rippe treten sie auseinander und schneiden die Knorpel des 2. und 3. Rippenpaares.

Die aboralen Enden sind asymmetrisch. Die rechte Grenzlinie zieht noch eine Strecke weit hinter dem Schwertfortsatze beckenwärts, um dann seitlich abzubiegen. Beide Grenzlinien schneiden

Fig. 15.

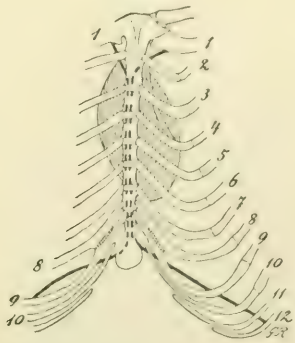
Peridictieus Potto.



Aborales Ende der linken sternalen Grenzlinie des Pleura-Sackes. Vertebraler Teil der costalen Grenzlinie. 1/1. Das Brustbein ist jederseits mit 11 Rippen verbunden. Die Herzumrisse sind auf die Vorderfläche des Thorax projiziert.

Fig. 16.

Chiromys.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Chiromys madagascariensis*. 1/3. Das Brustbein ist mit 9 Rippenpaaren verbunden. Die Grenzlinien schneiden die Enden der 10. Rippen, wodurch ein abdominales Feld an den Wandungen der Pleura entsteht. Die Umrisse des Herzens sind auf die Vorderwand des Thorax projiziert dargestellt. Der linke Nervus phrenicus ist sichtbar.

die Knorpel des frei auslaufenden 10. Rippenpaares. Ein auf diese Weise zustande kommendes, abdominales Feld ist vom Schwertfortsatz, von der letzten sternalen und der 10. (asternalen) Rippe sowie von einer zwischen Schwertfortsatz und 10. Rippe ausgedehnten Grenzlinienstrecke begrenzt. Das Feld gehört nur scheinbar dem Abdomen, tatsächlich aber dem Thorax zu, da der Pleura-Sack in es hineinragt. Die 10. Rippe, ein Teil der Begrenzung des Feldes, verrät ihre frühere sternale Natur.

Die aborale Ausdehnung der Pleura-Säcke über frühere Sternalgebiete überdauerte die weiter vorgeschrittene Rückbildung von Sternalrippen.

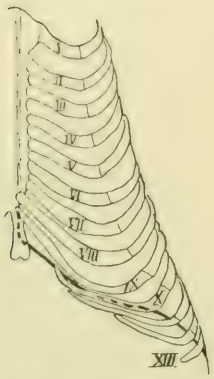
Der Stand des aboralen Endes der Grenzlinie darf unter diesen Erwägungen in der Höhe der 10. Rippe angenommen werden. Er ist im Vergleiche mit *Nycticebus* und *Peridicticus* um 2 Segmente oralwärts verschoben.

Galago senegalensis (Fig. 17). Das Brustbein ist mit 9 Rippenpaaren verbunden. Die 10. Rippe lehnt sich bei weiter Entfernung vom Brustbeine (7 mm) der 9. Rippe an.

Die Grenzlinien liegen in der Höhe des 7.—9. Rippenpaares in der Mittellinie nebeneinander und erstrecken sich in dieser Nachbar-

Fig. 17.

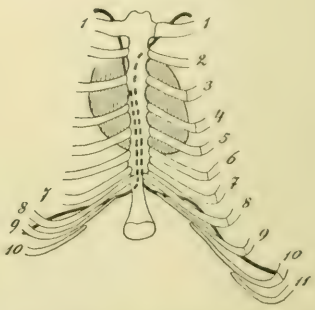
Galago.



Sterno-costale Grenzlinie des linken Pleura-Sackes von *Galago senegalensis*. 1/1. Das Brustbein ist mit 9 Rippen verbunden. Abdominales Feld der Pleura-Wand zwischen Schwertfortsatz, 9. Rippe und Grenzlinie.

Fig. 18.

Lemur macaco.



Sterno-costale Grenzlinien von *Lemur macaco*. 1 : 2,25. Das Brustbein ist mit 8 Rippenpaaren verbunden. Jederseits besteht ein abdominales Feld der Pleura-Wand. Die Herzumrisse sind auf die Thorax-Wand projiziert dargestellt.

schaft aboral bis zur Mitte des Schwertfortsatzes, biegen dann schräg seitwärts. Die linke Grenzlinie schneidet dabei den Spitzenteil der 10. Rippe, um dann als costale Grenzlinie weiter zu ziehen.

Ein abdominales, dreieckiges Feld ist vom Schwertfortsatz, von der 9. Rippe und einer Strecke der Grenzlinie eingefriedigt. Es gehört dem Thorax zu. Die 10. Rippe bewahrt zu ihm die Beziehungen; sie hat ihren sternalen Charakter eingebüßt.

Die Rückbildung sternaler Rippen ist der oralen Verschiebung der Pleura-Säcke vorausgeeilt.

Der Stand der aboralen Enden der Grenzlinien fällt in die Höhe der 10. Rippe; er stimmt mit dem bei *Chiromys* überein, befindet sich aber um zwei Segmente oralwärts höher als bei *Nycticebus*.

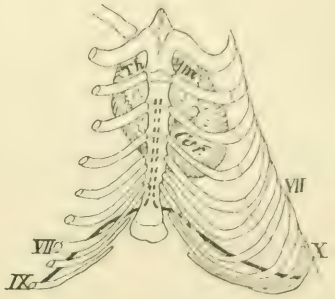
Lemur macaco (Fig. 18). Es bestehen 8 sternale Rippenpaare. Das 9. Paar endigt spitz, angelehnt an das 8., entfernt vom Brustbeine.

Die Grenzlinien liegen in der Höhe der 4.—8. Rippe, einander benachbart in der Medianlinie. Die linke Grenzlinie steigt median bis zur Höhe der 2. Rippe empor und biegt dann lateral-oralwärts ab; sie schneidet die 1. Rippe. Die rechte kreuzt die Knorpel der 3., 2. und 1. Rippe.

Die rechte Grenzlinie erstreckt sich in ursprünglicher Art weiter als die linke auf den Schwertfortsatz. Beide Grenzlinien schlagen von ihm aus einen queren Verlauf ein und treffen auf die Knorpelspitzen der 9. Rippe, um von hier in die costalen Grenzen der Pleura-Säcke überzugehen.

Fig. 19.

Tarsius.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Tarsius spectrum*. 1/1. Das Brustbein ist mit 7 Rippenpaaren verbunden. Jederseits besteht ein abdominales Feld der Pleura-Wand. Thymus und Herz in ihrer natürlichen Lage sind eingezeichnet.

Das abdominale Feld ist im Vergleich zu dem bei *Galago* und *Chiromys* verkleinert. Das 9. Rippenpaar hilft es begrenzen und zeigt dadurch die frühere sternale Natur an. Das aborale Ende der Grenzlinien liegt in der Höhe dieses Rippenpaares.

Die orale Verschiebung der Pleura-Säcke ist im Vergleiche mit *Galago* um ein Segment, im Vergleiche mit *Nycticebus* um drei Segmente erfolgt.

Die Verkürzung der ventralen Wandung des Thorax und der Pleura-Säcke hat gegenüber den vorhergehenden Formen Weiterbildungen zu verzeichnen. Sie ist aber am Skelet in rascherem Tempo als an den serösen Räumen erfolgt.

Tarsius spectrum (Fig. 19). Der Besitzstand an sternalen Rippen ist auf 7 zurückgegangen. Das 8. Rippenpaar hat sich vom Brustbeine zurückgezogen, bleibt aber angelehnt an das letzte sternale Paar.

Die Grenzlinien nehmen eine mediane Lage ein und dehnen sich in dieser Eigenschaft auf den oralen Abschnitt des Schwertfortsatzes aus, biegen von hier aus unvermittelt quer zur Seite ab und treffen auf die freien Enden des 8. Rippenpaares, rechts allerdings etwas

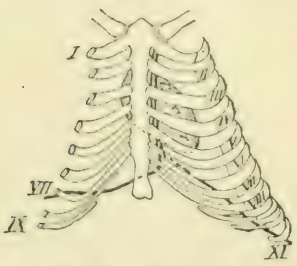
von dem Spitzenteile entfernt bleibend. Die Fortsetzung in die costale Grenzlinie ist eine unmittelbare.

Ein dreieckiges, abdominales Feld besteht auch hier. Zu ihm steht die 8. Rippe in Beziehung, deren frühere sternale Eigenschaft sich hieraus erschließen läßt.

Der Stand des aboralen Endes der Grenzlinien fällt in die Höhe des 8. Rippenpaares. Die Verschiebung der Pleura-Säcke im Ventralgebiete hat sich im Vergleiche mit *Lemur* um ein Segment, im Vergleiche mit *Nycticebus* um vier Segmente vollzogen. Die Verkürzung des Brustbeines um an dessen Aufbaue beteiligte Rippen ist der oralen Verlagerung der Grenzlinien ebenfalls um eine kleine Strecke vorausgeeilt.

Fig. 20.

Avahis laniger.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Avahis laniger*. 1/1. Verschiebung der Grenzlinien nach links. Die abdominalen Felder der Pleura-Wand sind beiderseits durch die rechte Grenzlinie begrenzt. Das Brustbein ist rechts mit 7, links mit 8 Rippen verbunden.

Avahis laniger (Fig. 20). Links hat sich der Primitivbestand von 8 Sternalrippen erhalten. Rechts ist die 8. Rippe wie bei *Tarsius* vom Brustbeine abgetrennt. Die Grenzlinie bezieht sie in den thoracalen Bezirk ein.

Die Grenzlinien gelangen in enger Aneinanderlage links vom Brustbeine in aboraler Richtung an den Knorpel der linken 6. Rippe. Die rechte Grenzlinie zieht senkrecht zur 7. linken Rippe, biegt von ihr aus im Bogen rechts ab, schneidet den sternalen Insertionsteil der 8. linken Rippe, um darauf die Mitte des Schwertfortsatzes zu kreuzen. Auf der rechten Körperhälfte gelangt sie nach fast querem Verlaufe hinter den Knorpel der 8. Rippe und zieht diese in ihren Bereich hinein.

Die linke Grenzlinie weicht bereits hinter der 6. linken Rippe schräg lateralwärts ab, um in die costale Linie überzugehen.

Ein abdominales Feld ist rechterseits deutlich entwickelt; es ist dreieckig, von 7. und 8. Rippe, dem Schwertfortsatze und der Grenzlinie eingefaßt. Auch linkerseits besteht ein abdominales, aber von der rechten Grenzlinie abnormerweise begrenztes Feld.

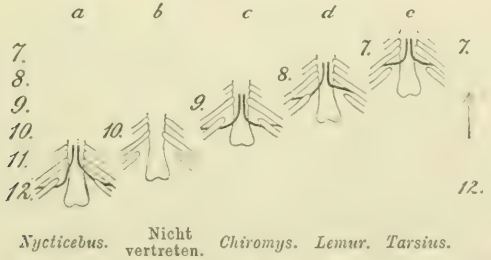
Die Ursache für die Linkslagerung der Grenzlinien kann vermutungsweise in der Verschiebung des Herzens nach links gesucht werden.

Der Höhenstand des aboralen Endes der rechten Grenzlinie ist durch die 8. Rippe markiert.

Der rechte Pleura-Sack reicht beckenwärts beträchtlich über die sternalen Rippen hinaus. Die linke Grenzlinie hingegen zeigt ihr aborales Ende in der Höhe der drittletzten, sternalen Rippe, ist also gegen die bei Prosimiern sonst gültige Regel der Rückbildung von Sternalrippen in der oralen Verschiebung weit vorausgeeilt.

Die wesentlichen Umgestaltungen an den sternalen Grenzlinien der Halbaffen vollziehen sich am Höhenstande der aboralen Endpunkte. Sie lassen sich zur bildlichen, schematischen Reihe zusammenstellen, welche auf Fig. 21, ähnlich wie auf Fig. 13 die Verschiebungsvorgänge im Dorsalgebiete, diese im ventralen Bereiche des Thorax leicht übersehen läßt.

Fig. 21.



Übersicht über die orale Verschiebung der ventralen Pleura-Wandungen bei Halbaffen. Schematisch. Durch 12.—7. sind die Höhenlagen der Sternalinsertionen der 12.—7. Rippen angegeben. Der Pfeil rechts deutet die Richtung der Verschiebung an.

Das Brustbein verliert in der Prosimier-Reihe die Verbindung mit vier Rippen. Die Pleura-Säcke verschieben sich über vier Rippen in oraler Richtung.

b. Simiae.

Die Grenzlinien treffen bei niederen Affen in der Regel hinter dem Brustbeine zusammen und dehnen sich in dieser Lage bis auf den Schwertfortsatz aus. Das Herz bleibt auf diese Weise von der ventralen Thoraxwand entfernt, verbunden mit ihr durch ein Ligamentum pericardiaco-sternale. Es ist auch vom Zwerchfelle durch die Anwesenheit eines Lobus subpericardiacus der rechten Lunge getrennt, so daß die untere Hohlvene, verbunden mit der vorderen Thoraxwand durch ein Ligam. cavo-sternale, senkrecht

durch das Cavum thoracis emporsteigt. Diese Einrichtungen zeigen den Bauplan niederer Affen in Übereinstimmung mit demjenigen der Halbaffen.

Die aneinandergeschlossenen Grenzlinien können eine Verlagerung nach der rechten oder der linken Körperseite erfahren und, seitlich vom Sternum gelagert, eine costale Natur annehmen. Sie können streckenweise auch auseinanderweichen und ein interpleurales Feld hinter der ventralen Thoraxwand zustande kommen lassen. Beide Grenzlinien oder nur eine von ihnen werden in lateraler Verschiebung angetroffen. Alle diese Verhältnisse erscheinen als Abweichungen von der medianen Lage der Grenzlinien. Eine größere Zahl von Beobachtungen stehen noch aus, um die Normen für die einzelnen Abteilungen zu bestimmen.

Ein abdominales Feld wird an den ventralen Wandungen der Pleura-Säcke regelmäßig vorgefunden. Es ist wie das der Prosimier zu beurteilen.

Auch die Verkürzung des Brustbeines um Rippen sowie die Verschiebung der aboralen Enden der Grenzlinien cranialwärts finden bei niederen Affen statt. Beide, nebeneinander verlaufende Vorgänge bewegen sich aber in einem engeren Rahmen als wie bei den Halbaffen. Das Bestehen eines abdominalen Feldes deutet auch hier das Vorauseilen des grundlegenden Umwandlungsvorganges am Skelet an. —

All' diese ursprünglichen Eigenschaften treten rein oder andeutungsweise bei den Hylobatiden wieder in die Erscheinung.

Bei ihnen bereiten sich aber Dinge vor, welche in voller Ausbildung erst bei den Anthropomorphen und beim Menschen eine höhere Rolle spielen. Die Hylobatiden nehmen hierin eine Zwischenstufe zwischen niederen und höheren Affen ein. Die neuen Erscheinungen, um welche es sich hier handelt, beruhen in der Verwachsung des Herzbeutels mit dem Zwerchfelle, womit die Rückbildung des Lobus subpericardiacus zusammenfällt, und das Schwinden eines Ligam. cavo-sternale sich vollzieht. Bei Hylobatiden wird dieser Vorgang eingeleitet, aber auch zu Ende geführt. Fernerhin kann das Herz durch Annäherung an die vordere Thoraxwand die sternalen Grenzlinien beeinflussen, eine Linksverschiebung der geschlossenen Linien bedingen (*Agilis*) und teilweises (*Syndactylus*) oder vollständiges Auseinanderweichen (*Leuciscus*) der Grenzlinien zur Folge haben. Neben diesen Folgezuständen stellen sich wiederum ganz primitive

Verhältnisse ein (*Agilis*, *Lar*). Ein abdominales Feld tritt hier und da wie bei niederen Affen auf. Zuweilen ist es verschwunden.

Anthropomorphe Affen sind mit einer Organisation ausgestattet, welche aus der innigen Verwachsung vom Herzbeutel mit dem Zwerchfelle sich von selbst ergibt. Sie entfernen sich dadurch weit von den niederen Affen. Die Brücke zu ihnen wird durch den Hylobatiden-Bau hergestellt.

Die sternalen Grenzlinien können das ursprüngliche Verhalten, aber nur streckenweise, bewahren. Dieser Zustand ist bisher nur beim Schimpanse beobachtet worden. In der Regel ist bei ihm sowie stets bei Orang und Gorilla ein völlig neuer Typus ausgebildet. Er beruht auf der Annäherung des Herzens an die vordere Thoraxwand und in der hiermit im Einklange stehenden, weiten Trennung der »sternalen« Grenzlinien voneinander. Letztere nehmen größtenteils eine sekundäre costale Lage ein. Das interpleurale Feld kann dabei gewaltige Dimensionen annehmen.

Durchaus eigenartig für die Anthropomorphen ist die orale Verschiebung der caudalen Endpunkte der Grenzlinien auf höhere sternale Rippen. Sie rücken sehr häufig bis auf die drittletzte Sternalrippe hinauf und stehen nur ausnahmsweise mit der letzten Sternalrippe noch in Beziehung. Ein abdominales Feld ist auf diese Weise gänzlich verloren gegangen. Alle Symptome ursprünglicher Organisation sind damit verschwunden. In den Kreis dieser Äußerungen von Neugestaltung fügt sich auch Schimpanse ein. Bei *Hylobates* sind nur erste Anklänge an diese, alle niederen Affen weit hinter sich lassenden, höchsten Ausbildungen beobachtet worden. Wir dürfen hier mit Fug und Recht von einem Anthropomorphen-Charakter sprechen, welcher das höchste Interesse besitzt. Alle Einzelheiten dieses Wesens werden verursacht durch die Umwandlung des gewaltigen Brustkastens. Er imponiert durch seine Breite und seine verhältnismäßig geringe sagittale Ausdehnung. Das Herz, zwischen Wirbelsäule und Brustbein eingeengt gelagert, nähert sich dem letzteren und bedingt dadurch die übergroßen Verschiebungen an den pleuralen Grenzlinien. Die Form des Thorax ist daher in letzter Instanz die Ursache der Eigenartigkeiten an den Pleura-Säcken der Anthropoiden.

Die oberflächliche Lage des Herzens, »Situs superficialis cordis«, ist eine Begleiterscheinung des gesamten, differenten Bauplanes bei Anthropomorphen. Die vorderen Lungenränder finden sich durch das der vorderen Thoraxwand genäherte Herz zur Seite gedrängt. Die tiefe Herzlage, »Situs cordis profundus«, kommt den niederen

Primaten zu und ist ihrem ganzen Wesen nach eine ursprüngliche Einrichtung.

Die Verlagerung der Spitze und des größeren Abschnittes des Herzens nach links zieht meistens eine stärkere, seitliche Verschiebung der linken Grenzlinie nach sich. Diese wird bei Gorilla und Orang so hochgradig, daß die linke Grenzlinie nirgends mehr hinter dem Sternum angetroffen wird, sondern hinter die sternalen Rippen zu liegen kommt.

Beim Menschen bestehen wie bei den Anthropomorphen Zustände an den Grenzlinien, welche durch die Verwachsung von Herzbeutel und Zwerchfell bedingt werden. Es fehlt ein Ligamentum cavo-sternale. Das Herz kann eine tiefe, ursprüngliche oder eine oberflächliche, sekundäre Lage einnehmen. Hiermit in Übereinstimmung können die sternalen Grenzlinien einerseits alle ursprünglichen Eigenschaften besitzen, median zusammentreten bis zur letzten Sternalrippe, ja selbst über diese hinaus abdominalwärts sich erstrecken. Andrerseits wird ein starkes Auseinanderweichen beider Grenzlinien mit seitlicher Verschiebung der linken Grenzlinie beobachtet. Abdominale Felder fehlen in der Regel.

Die Sekundärerscheinungen erreichen oft einen Grad, wie er beim Schimpanse besteht, erklimmen aber nie die bei Gorilla und Orang ausgesprochene Organisationsstufe.

Es erhebt sich die wichtige Frage, ob das Menschengeschlecht in seiner Vorgeschichte einen Bauplan besessen habe, wie ihn Gorilla und Orang besitzen. Sollte das der Fall sein, so hätte sich bei ihm wieder ein ursprünglicheres Verhalten eingestellt. Vielleicht hilft die Embryologie die Frage lösen. Vorgeschichtliche Skelete mit gut-erhaltenen Brustkörben könnten ebenfalls aufklärend wirken. Solche werden uns jedoch wohl schwerlich jemals in die Hand gespielt werden. Auch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde mit ihren vielen cänogenetischen, embryonal-adaptiven Begleiterscheinungen, werden wohl schwer sichere Auskunft erteilen.

Mit Sicherheit können wir aussagen, daß, bei der allerdings ganz willkürlichen Annahme der Ableitung der menschlichen Organisation von derjenigen eines Gorilla oder Orang, der Mensch von der Höhe des gut gekennzeichneten Anthropomorphen-Bauplanes wieder weit herabgestiegen sein müsse. Wenn dieser Rückgang zum Ursprünglicheren nicht zugestanden werden kann, so steht unumstößlich fest, daß die lebenden Anthropomorphen den Ausgangspunkt für

das Genus *Homo* nicht abgeben können. Man kommt dann zur Ansicht, daß dieses früher und selbständig vom Primaten-Stamme sich losgelöst habe.

Auch Schimpanse hat den Menschen im Baue des Brustkorbes und dessen Inhaltes überflügelt. Nähere verwandtschaftliche Anknüpfungen ließen sich für den Menschen viel eher beim Genus *Hylobates* finden.

Die Stellung des Menschen zu seinen, wie wir annehmen, nächsten Stammesgenossen bleibt vorläufig in Dunkel gehüllt. Die sicherste Rettung aus ihm ist die Zuflucht zur Annahme, daß die recenten Anthropomorphen und der Mensch sich je früh vom Stamme losgelöst und eine selbständige zum Teil konvergente Entwicklung eingeschlagen haben.

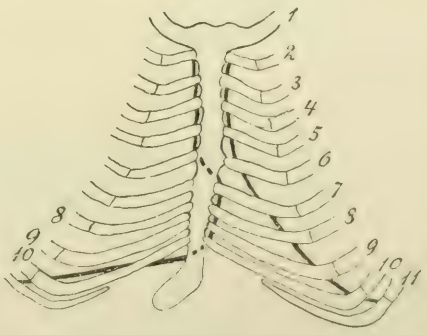
---

1. Platyrrhina.

Ateles paniscus (Fig. 22). Das Brustbein ist mit 10 Rippenpaaren verbunden. Die sternalen Grenzlinien sind in ihrer Ausdehnung auseinandergewichen und nehmen im aboralen Verlauf ein atypisches, in seinem Zustandekommen nicht aufgeklärtes Verhalten an. Sie lagern bis zur sternalen Verbindung des 5. Rippenpaares je zur Seite des Brustbeines und schließen ein größeres interpleurales Feld hinter dem Sternum ein. Die rechte Grenzlinie setzt sich bis zur Sternalinsertion der 6. Rippe fort, kreuzt darauf das Brustbein in schräger Richtung und erreicht die Sternalverbindung der linken 7. Rippe. Sie lagert dann hinter den Knorpeln der 7.—10. linken Rippe neben dem Sternalrande, kreuzt darauf die Wurzel des Schwertfortsatzes und trifft dann auf den Knorpel der letzten rechten Sternalrippe. Sie grenzt ein rechtes kleines Abdominalfeld ab.

Fig. 22.

Ateles.



Sterno-costale Grenzlinien von *Ateles paniscus*. 1 2. Das Brustbein ist mit 12 Rippenpaaren verbunden. Die Grenzlinien weichen sehr stark nach links ab. Rechts besteht ein abdominales Feld der Pleura-Wand.

Die linke Grenzlinie weicht von der Sternalinsertion der linken

5. Rippe schräg lateral-caudalwärts ab, geht dabei unvermittelt in die costale Grenzlinie über und erreicht als solche den Knochenteil der 10. linken Rippe. Durch diesen Verlauf kommt ein abwärts verbreitertes, nahezu dreieckiges, interpleurales Feld zustande. Es fällt der linken Thoraxhälfte zu.

Neue Beobachtungen an *Ateles* sind erforderlich.

2. Katarrhina.

Papio.

a. *Papio mormon* (Fig. 23 und 24). Die Grenzlinien berühren einander beim jugendlichen Männchen vom oberen Rande des Brust-

Fig. 23.

Papio mormon.

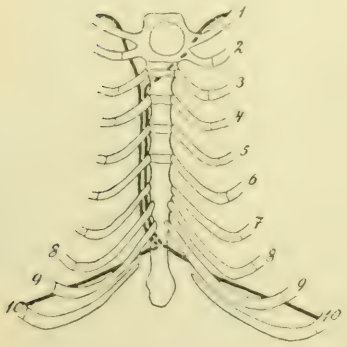


Fig. 24.

Mormon.

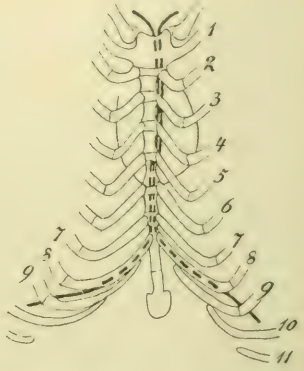


Fig. 23 u. 24. Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Papio mormon*. 1/3.
Fig. 23 nach T. Tanja. Es bestehen 9 sternale Rippen. Die Grenzlinien sind nach rechts verschoben. Jederseits ist ein abdominales Feld der Pleura-Säcke wahrnehmbar.
Fig. 24. Das Brustbein ist mit 8 Rippenpaaren verbunden. Die sternalen Grenzlinien berühren einander. Abdominale Felder fehlen.

beines an bis zur Basis des Schwertfortsatzes (Fig. 24). Sie treten bei einem andern Tiere (Fig. 23) erst in der Höhe der 4. Rippe zusammen und gelangen so bis hinter den Schwertfortsatz. Sie sind im ersten Falle in der oralen Hälfte des Sternum nach links verschoben und liegen in der aboralen Hälfte median. Im zweiten Falle sind die geschlossenen Linien nach rechts vom Brustbein verlagert und gelangen in die Medianlinie erst am Schwertfortsatze (Fig. 23). Die linke Grenzlinie kreuzt in schräger Richtung oralwärts das Brustbein und schneidet die sternalen Ansatzstellen der 2. und 1. linken Rippe. Die rechte Grenzlinie zieht steiler zur Kuppel der Pleura empor.

Die aboralen Enden der Grenzlinien nehmen auf Fig. 23 einen primitiven Stand ein; sie befinden sich hinter dem Schwertfortsatz, von wo aus sie je zur Seite abbiegen und ein kleines abdominales Feld zustande kommen lassen. Die Spitzen des ersten asternalen Rippenpaares, weit vom Brustbein zurückgezogen, haben die Beziehung zu den Grenzlinien eingebüßt.

Auf Fig. 24 entfällt das aborale Ende jederseits hinter die letzte Sternalrippe. Die Grenzlinien haben sich vom Schwertfortsatz zurückgezogen. Ein abdominales Feld fehlt. Die Verschiebung der Pleura-Säcke hat sich im Vergleiche mit dem andern Befunde kopfwärts vollzogen, und zwar um das abdominale Feld, eine ganze Rippenbreite und um einen Zwischenrippenraum; denn dort bestehen 9, hier nur 8 sternale Rippenpaare.

Die Rückbildung sternaler Rippen ist am Objekt mit erhaltenen 9 derartigen Rippen der Verschiebung der Pleura-Säcke vorausgeeilt (Fig. 23); sie fällt mit dieser am Objekte mit nur 8 Sternalrippen zusammen.

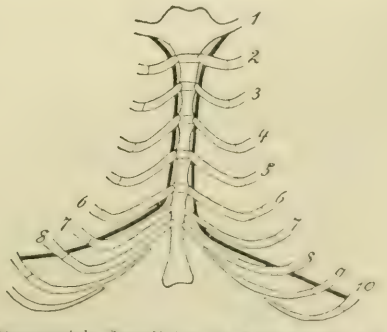
Das ursprünglichere Verhalten auf Fig. 23 wird verstärkt durch den Umstand, daß dem Objekt 20 thoraco-lumbale Wirbel zukommen, dem Objekt der Fig. 24 aber nur 19.

Im Vergleiche mit *Ateles* sind die Enden der Pleura-Säcke bei *Mormon* der Fig. 24 um mehr als zwei Segmente kopfwärts verschoben.

b. *Papio sphinx* (Fig. 25). Das von T. Tanja untersuchte Objekt besaß 8 Sternalrippen. Die sternalen Grenzlinien folgen den Seitenrändern des Brustbeines bis zur Verbindung mit dem 6. Rippenpaare. Die rechte Grenzlinie weicht lateralwärts zum oberen Rande der 7. Rippe aus und geht hier in die costale Linie über. Die linke Grenzlinie kreuzt die 7. Rippe und zieht schräg lateral durch den folgenden Zwischenraum als Costalgrenzlinie weiter.

Fig. 25.

Sphinx.



Sterno-costale Grenzlinien von *Papio sphinx*. 1.3. 8 sternale Rippenpaare. Die sternalen Grenzlinien befinden sich zur Seite des Sternum. Das aborale Ende liegt links zwischen 8. und 7., rechts zwischen 7. und 6. Rippe.

Die orale Verschiebung hat sich im Vergleiche mit *Mormon* der Fig. 24 rechts um etwa ein und ein halbes Segment, links

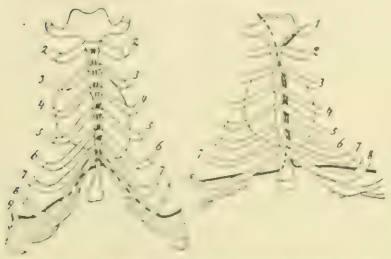
um etwas weniger vollzogen. Sie beträgt beim Genus *Papio* mehr als drei Segmente.

Macacus.

a. *Macacus nemestrinus* (Fig. 26 und 27). An zwei Exemplaren weichen die Verhältnisse nur wenig voneinander ab. Bei gleicher Anzahl sternaler Rippen, 8 Paare, schließen die Grenzlinien von der Höhe der 2. Rippe bis zum Schwertfortsatz zusammen; sie nehmen einmal eine mediane Lage ein (Fig. 26), sind das andre Mal nach links verschoben (Fig. 27).

Fig. 26. Fig. 27.

Macacus nemestrinus.



Sterno-costale Pleura-Grenzen von *Macacus nemestrinus*. 1/5. Das Brustbein ist je mit 8 Rippenpaaren verbunden. Die Grenzlinien schließen aneinander und helfen je ein abdominales Feld begrenzen, welches am größten auf Fig. 27 ist.

Die oralen Abschnitte treten halswärts auseinander (Fig. 27); die rechte Grenzlinie schneidet die claviculare Gelenkfläche, die linke weicht lateral weiter aus.

Die aboralen Enden fallen hinter den Schwertfortsatz, reichen hier weiter auf der Fig. 27 als beim anderen Objekte herab. Dadurch ist auch die verschiedene Größe der abdominalen Felder gegeben. Das größte Feld ist das rechtsseitige der Fig. 27, das kleinste das linksseitige der Fig. 26.

Die vom Schwertfortsatz seitlich abbiegenden Grenzlinien schneiden in primitiverer Art die Knorpel des 8. sternalen Rippenpaares auf Fig. 27 und liegen eine große Strecke weit hinter ihnen auf Fig. 26.

Das 9. Rippenpaar zog sich vom Brustbeine so weit zurück, daß es zu den Wandungen der Pleura-Säcke jegliche Beziehungen verlor.

Der Verlust an sternalen Rippen ist der Verschiebung der Pleura-Säcke einmal nicht unwesentlich vorausgeeilt (Fig. 27), während beide Erscheinungen das andre Mal ungefähr gleichen Fortgang zeigen (Fig. 26).

Beide Befunde nähern sich am meisten dem von *Papio mormon* auf Fig. 24, verhalten sich aber ursprünglicher als dieser.

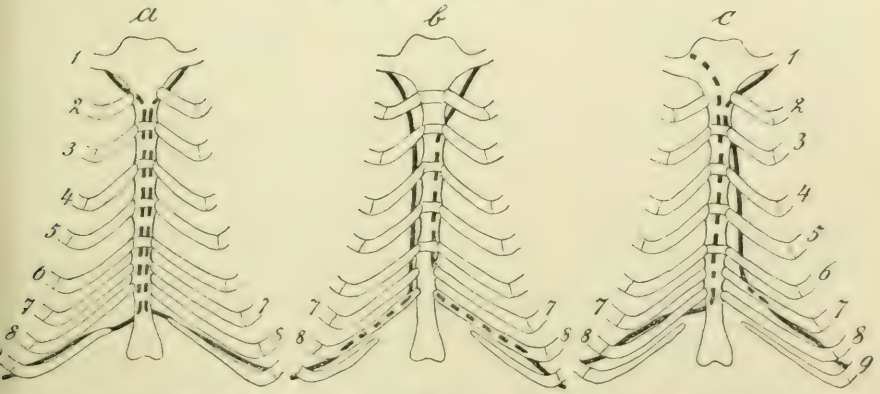
b. *Macacus radiatus* und *M. sinicus* (Fig. 28 *a*, *b*, *c*). Drei durch Tanja mitgeteilte Beobachtungen sind in den Figuren *a*, *b*, *c* ihrem Wesen nach wiedergegeben und zugleich nach ihrer Ursprünglichkeit geordnet. Da überall 8 sternale Rippen vorhanden sind, ist das

Verhalten der Grenzlinien leicht zu übersehen. Diese berühren einander in der Mittellinie bei *a* von der 2. Rippe an bis zur Mitte des Schwertfortsatzes, sind bei *b* getrennt und liegen in der Nähe der Seitenränder des Brustbeines, während bei *c* die rechte Linie median vom Manubrium bis zum Processus ensiformis sich ausdehnt, die linke aber, zur Seite gedrängt, hinter der 3.—7. Rippe sich findet. Ein interpleurales Feld befindet sich bei *b* retrosternal, bei *c* retrosterno-costal.

Ein beiderseitiges abdominales Feld ist bei *a* dadurch bemerkenswert, daß die vom Schwertfortsatz seitwärts abbiegenden

Fig. 28.

Macacus radiatus-sinicus.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Macacus radiatus* (*a*, *c*) und *Mac. sinicus* (*b*), nach T. Tanja. Schematisch dargestellt. Die aboralen Enden der sternalen Grenzlinien nehmen bei *a* den tiefsten, bei *c* den höchsten Stand ein. Das Brustbein ist bei *a*, *b* und *c* mit 8 Rippenpaaren verbunden.

Grenzlinien auf die Spitzen der 9. Rippen treffen und letztere in das Feld noch hineinbeziehen, wodurch die frühere sternale Natur angedeutet wird. Bei *b* fallen die aboralen Enden der Grenzlinien mit dem letzten Paare der Sternalrippen zusammen. Ein abdominales Feld fehlt. Bei *c* wird rechts ein kleines Abdominalfeld bemerkt; links indessen hat die Grenzlinie sich bis zur 7. Rippe oralwärts verlagert.

Der Fall *a* stimmt am meisten mit den Befunden bei *Nemestrinus* überein, ist aber primitiver als diese. Die Fälle *b* und *c* sind differenterer Art; *b* stimmt bezüglich des Höhenstandes der aboralen Endpunkte mit *Papio mormon* der Fig. 24 überein.

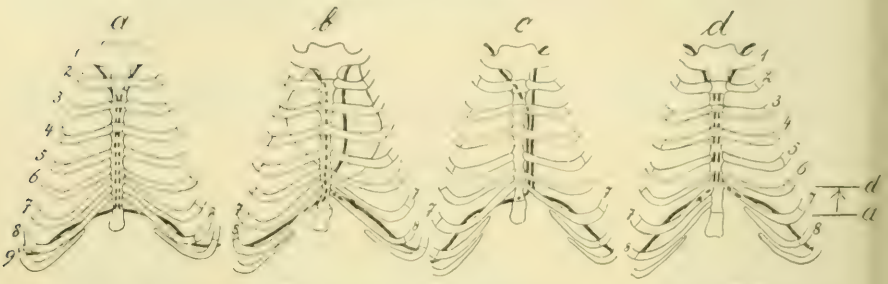
c. *Macacus cynomolgus* (Fig. 29 *a*, *b*, *c*, *d*). An vier Fällen, von denen Tanja drei beschrieben hat, treten Schwankungen auf, welche einerseits Ursprüngliches wie bei *Radiatus a*, andrerseits Fortschritte

für das Genus *Macacus* zu erkennen geben. Die Fälle Tanjas sind in *a*, *c*, *d* ihrem Wesen nach wiedergegeben.

Im Falle *a* und *b* bestehen acht Paare sternaler Rippen. Bei *a* berühren sich die Grenzlinien von der Höhe der 3. Rippen an bis

Fig. 29.

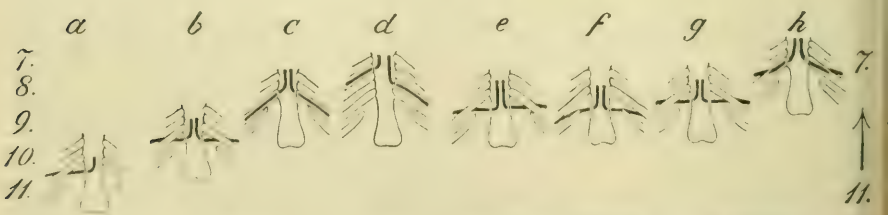
Macacus cynomolgus.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Macacus cynomolgus*. *a*, *c*. *d* nach T. Tanja, schematisch gehalten. Bei *a* und *b* bestehen 8, bei *d* 7 sternale Rippenpaare. Bei *c* sind rechts 8, links 7 sternale Rippen vorhanden. Die Herz-Umrisse sind bei *b* eingetragen. Rechts auf der Figur ist durch zwei horizontale Linien *a* und *d* und durch einen Pfeil die orale Verschiebung der Pleura-Säcke angegeben, welche bei den 4 Objekten stattgefunden hat.

hinter dem Schwertfortsatze in der Medianlinie. Jederseits besteht ein ansehnliches abdominales Feld. Bei *b* ist ein solches rechts nur noch andeutungsweise vorhanden; links fällt das aborale Ende mit der letzten Sternalrippe zusammen.

Fig. 30.



Übersicht über die Verschiebung der vorderen Pleura-Wandungen in oraler Richtung bei *Ateles*, *Papio* und *Macacus*. Schematisch. Durch 11—7 sind die Höhenlagen der Sternalinsertionen der entsprechenden Rippen angegeben. Der Pfeil rechts deutet die Richtung der Verschiebung innerhalb der Grenzen 11 und 7 an.

Das Objekt *d* hat linkerseits 7, rechts 8, das Objekt *c* beiderseits nur 7 Sternalrippen. Entsprechend dieser Reduction am Skelete sind die Pleura-Säcke oralwärts weiter verschoben. Bei *c* hat sich rechts ein von der 7. Rippe begrenztes Abdominalfeld erhalten, während das aborale Ende der Grenzlinie links mit der 7. Rippe zusammenfällt. Das Objekt *d* mit geschlossenen, median gestellten

sternalen Grenzlinien zeigt deren Enden am oberen Rande des 7. Rippenpaares.

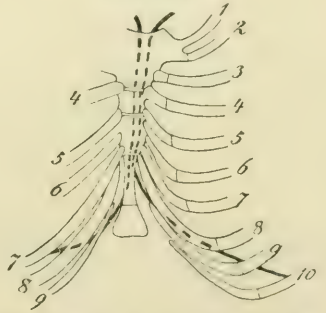
Fall *a* und *b* zeigen geschlossene mediane Linien. Fall *c* ist mit von der 3. Rippe an geschlossenen, aber zur linken Seite verschobenen Grenzlinien versehen. Das Objekt *b* ist eigenartig. Die rechte Grenzlinie hält von der 2. Rippe an bis zum Schwertfortsatz die Medianlinie inne, während die linke in den Höhen der 1. bis 6. Rippe sich weit vom Brustbeine entfernt. Erst aboral vom Herzen tritt sie wieder an letzteres heran. Das Herz kann als Ursache für die Linksabweichung verantwortlich gemacht werden.

Hylobates.

Lar (Fig. 31). Das Brustbein ist links mit 8 Rippen verbunden. Die rechte 8. Rippe hat sich vom Sternum entfernt und lehnt sich unweit von ihm der 7. Rippe eng an. Die 9. Rippe ist an die 8. angeschlossen. Die Grenzlinien liegen hinter dem Brustbeine; die rechte Linie fällt in die Mediane, die linke liegt seitlich von ihr und reicht streckenweise bis an die Knorpelinsertionen heran. Beide Linien berühren sich am Ende des Brustbeinkörpers.

Fig. 31.

Hylobates lar.



Sterno-costale Pleura-Grenze von *Hylobates lar*. 1 : 3. Das Brustbein ist links mit 8, rechts mit 7 Rippen verbunden. Die rechte 9. Rippe ist in das abdominale Pleura-Feld hineinbezogen.

Die rechte Grenzlinie tritt auf den Schwertfortsatz über und verläßt ihn erst wieder am unteren Drittel. Sie schneidet die 9., darauf erst die 8. Rippe. Ein hohes, aber schmales abdominales Feld, in welches die 9. Rippe hineinbezogen ist, läßt den Befund als den indifferentesten erkennen. Er steht etwa auf der Stufe, wie der von *Papio mormon* (Fig. 23) oder von *Macacus radiatus* (Fig. 28 *a*).

Die linke Grenzlinie verläßt den Schwertfortsatz hoch oben; sie schneidet die 8. Sternalrippe in der Höhe des freien Endes der 9. Rippe, ohne sie in das kleine Abdominalfeld hineinzubeziehen. Der linke Pleura-Sack hat sich nicht unbeträchtlich kopfwärts verschoben. Ein ähnlicher Zustand wurde bei den *Macacus*-Arten angetroffen.

Agilis (Fig. 32, *a*, *b*). Das Brustbein ist beim Objekte *a* mit 8, beim Objekte *b* nur noch mit 7 Rippen vereinigt.

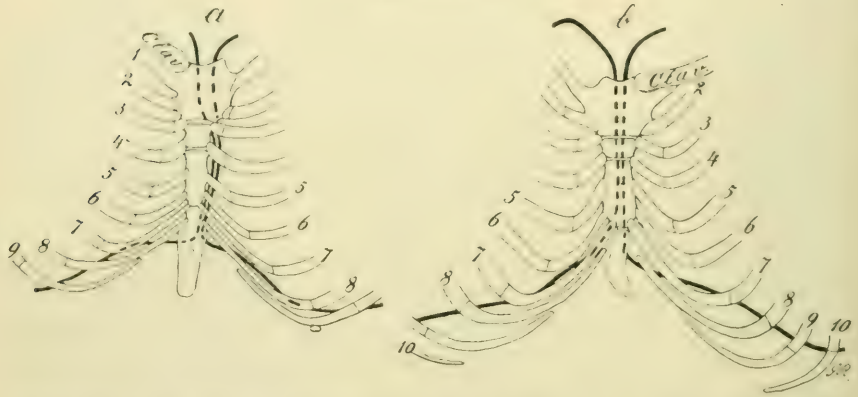
Der verschiedene Zustand am Skelet prägt sich im gleichen Sinne auch an der Verschiedenheit der Pleura-Säcke aus.

Die Grenzlinien liegen nebeneinander, bei *b* median hinter dem Sternum, bei *a* von der 3. Rippen-Höhe ab links von ihm. Sie entfernen sich bei *a* voneinander gegen den oberen Rand des Brustbeines und erreichen den Schwertfortsatz an dessen linkem Randteile.

Die aboralen Enden der Grenzlinien liegen bei *a* hinter dem Schwertfortsatze und lassen durch ihr seitliches Auseinanderweichen jederseits ein von der 8. Rippe begrenztes, kleines abdominales Feld

Fig. 32.

Hylobates agilis.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Hylobates agilis*. 1 : 3. *b* helle Varietät, erwachsenes Männchen. Das Brustbein ist bei *a* mit 8, bei *b* mit 7 sternalen Rippenpaaren verbunden. Abdominale Felder der Pleura-Säcke bestehen bei *a* beiderseits, bei *b* nur links.

zustande kommen. Es entspricht in der Größe ungefähr dem linken bei *Lar*.

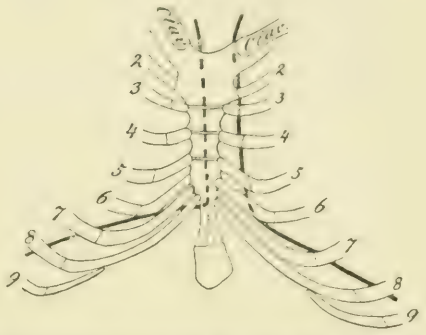
Bei *b* besteht links ein Abdominalfeld, welches von der 7. sternalen und der freigewordenen 8. Rippe eingerahmt wird. Die 8. Rippe, einbezogen in das Feld, bewahrte ebenso wie die 9. rechte bei *Lar* durch die Beziehung zum Pleura-Sacke ein Merkmal der einstmaligen sternalen Natur. Auf der rechten Seite gelangt die Grenzlinie zur Sternalinsertion der 7. Rippe, um auf sie überzugehen. Ein abdominales Feld fehlt. Die Pleura ist im Vergleiche zur rechten Seite und zu beiden Seiten von *a* um mehr als ein Segment oralwärts verschoben. Ein ähnlicher Zustand trat bei *Cynomolgus* der Fig. 29 *d* auf.

Leuciscus (Fig. 33). Der ursprüngliche Bestand von 8 sternalen Rippenpaaren ist mit der sehr erheblichen Entfernung beider Grenz-

linien voneinander gepaart. Die rechte Linie hält die Mediane inne, indessen die linke weit vom Brustbein sich entfernt hat und senkrecht bis zum 6. Rippenknorpel herabzieht. Hier geht sie in die costale Grenzlinie über. Den 6. Zwischenrippenraum schräg durchsetzend, zeigt sie eine starke orale Verschiebung. Der 7. Rippenknorpel liegt abdominalwärts von ihr.

Fig. 33.

Hylobates leuciscus.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Hylobates leuciscus*. 1 : 6. 8 sternale Rippenpaare. Die rechte Grenzlinie liegt median und begrenzt ein abdominales Feld. Die linke Grenzlinie ist seitlich stark verschoben.

Die rechte Grenzlinie erreicht die Wurzel des Schwertfortsatzes, von welcher sie quer abbiegt, um ein winzig kleines abdominales Feld zu bilden, das von der 8. Sternalrippe eingefriedet ist. Die fortgesetzte costale Grenzlinie gelangt wie linkerseits in den 6. Intercostalraum, wodurch im Vergleiche zu *Lar* und *Agilis* (Fig. 32 *a*) eine orale Verschiebung des Pleura-Sackes sich ausspricht. Eine gleiche Erscheinung liegt bei *Agilis b* vor.

So vereinigt sich bei *Leuciscus* Primitives mit Differentem.

Syndactylus (Fig. 34 *a*, *b*, *c*). Das Brustbein ist bei drei auf die Pleura untersuchten Tieren je mit 7 Rippenpaaren verbunden. Das 8. Paar zog sich je auf eine etwa gleiche Entfernung vom Sternum zurück. Ursprüngliches erhielt sich an den Grenzlinien an verschiedenen Stellen, und Umwandlungen stellten sich hier und dort ein. Die individuellen Schwankungen halten sich immerhin in engern Grenzen.

Die mediane Berührung der sternalen Grenzlinien wird bei *b* wahrnehmbar. Die Aneinanderlage ist am aboralen Ende des Sternalkörpers bei *c* und *b* erhalten, indessen kopfwärts eine Entfernung der Grenzlinien sich vollzogen hat, bei *c* mehr gleichmäßig als wie bei *a*. Bei *c* bleiben die Linien hinter dem Sternum gelagert. Bei *a* rückte die linke Linie stellenweise hinter die knorpeligen Rippenteile, und zwar hinter die der 3.—7. linken Rippe. Ein etwa dreieckiges, retrosternales Zwischenpleurafeld wird bei *a* und *c* angetroffen. Die sternalen Linien gehen in die cervicalen bei *b* in der

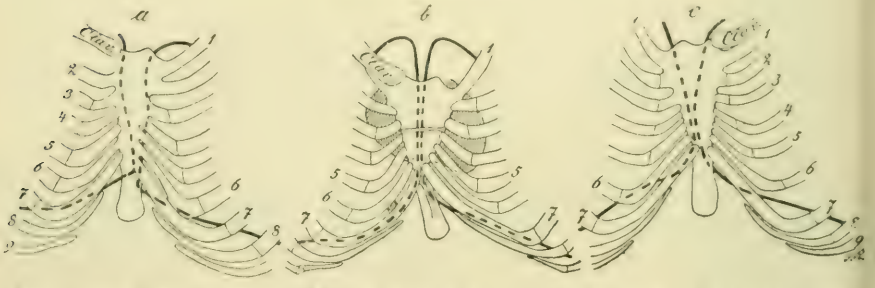
Mitte der Incisura jugularis über, bei *a* und *c* aber in der Nähe oder hinter dem Schlüsselbeine.

Die Fortsetzung auf den Schwertfortsatz erfolgt in ursprünglicher Weise bei *a* beiderseits, bei *b* und *c* jedoch nur links. Die auf die letzte Sternalrippe vom Schwertfortsatze überspringende Grenzlinie hilft jedesmal ein abdominales Pleura-Feld begrenzen. Von ihm ist die 8. Rippe allenthalben ausgeschlossen. Sie hat die letzten Zeichen ihres früheren sternalen Wesens eingebüßt.

Das aborale Ende der sternalen Grenzlinie zog sich rechts bei *b* und *c* bis zur Höhe der sternalen Anheftung der 7. Rippe zurück, bei *c* etwas weiter oralwärts als wie bei *b*.

Fig. 34.

Hylobates syndactylus.



Sterno-costale Pleura-Grenzen von *Hylobates syndactylus*. *a* junges Weibchen, 1 : 2; *b* erwachsenes Männchen, 1 : 6; *c* junges Weibchen 1 : 4. Das Brustbein ist bei *a*, *b* und *c* mit 7 Rippenpaaren verbunden. Bei *a* besteht beiderseits, bei *b* und *c* links ein abdominales Pleura-Feld. Die Grenzlinie ist rechts bei *b* und *c* auf die 7. Rippe oralwärts verschoben; sie bestreicht bei *c* die 6. Rippe.

Der Anfangsteil der costalen Grenzlinie liegt beiderseits bei *b* hinter dem Knorpel der 7. Rippe; er rückte linkerseits bei *a* und *c* in den 6. Zwischenrippenraum, rechts bei *c* sogar in ausgesprochener Weise hinter die 6. Rippe, so daß auch an ihm eine Verschiebung in oraler Richtung sich kundgibt.

Die drei Objekte sind verschiedenen Alters und verschiedenen Geschlechtes. Alter und Geschlecht beeinflussen die Verschiedenartigkeiten an der Pleura nicht.

Ebenso wie die variierenden Befunde für die einzelnen Arten zu besonderen Reihen zusammengestellt werden müssen, so muß dasselbe für die ganze Gattung *Hylobates* geschehen. Anknüpfungen an andre, niedriger stehende Primaten-Abteilungen können nur auf Grund der primitiven Einrichtungen gesucht werden, da die differenten Zustände als selbständig in der Gattung entstanden zu denken sind.

Stimmen sie mit denen andrer tiefer stehender Primaten überein, so ist die Annahme der Convergenz nicht von der Hand zu weisen.

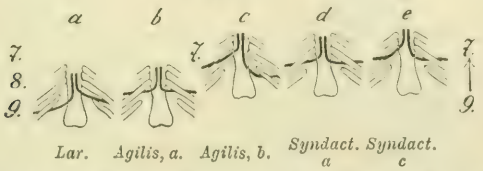
Die Schwankungen im Höhenstande der aboralen Enden der sternalen Grenzlinien sowie der sich anschließenden, vorderen Abschnitte der costalen Grenzlinien lassen sich auf den Grad der Indifferenz untrüglich beurteilen.

Der Breitegrad aller bekannt gewordenen Schwankungen im Höhenstande der Endpunkte der Sternalgrenzlinien ist durch die schematische Fig. 35 gekennzeichnet. Der ursprünglichste Befund zeigt den Stand auf der Höhe der 9. Rippe bei *Lar*, der differenteste Zustand zeigt ihn auf der Höhe der 7. Rippe bei *Agilis* und *Syndactylus*. Das primitive Verhalten weist zurück auf Verhältnisse bei *Macacus radiatus* (Fig. 28 *a*) und *Papio mormon* (Fig. 23).

Der tiefste Stand der vorderen Abschnitte der costalen Grenz-

Fig. 35.

Hylobates.



Übersicht über die oralwärts stattfindende Verschiebung der ventralen Pleura-Wandungen bei *Hylobates*. Schematisch. Durch 9.—7. sind die Höhenlagen der Sternalinsertionen der entspechenden Rippen angegeben. Der Pfeil rechts deutet die Richtung der Verschiebung an.

linien trifft mit der 9. Rippe zusammen (*Lar*); der höchste fällt in den 6. Intercostalraum und hinter die 6. Rippe (*Syndactylus*). Ein derartiger differenter Zustand ist bei keiner niederen Form bisher bekannt geworden. Wohl nähert sich ihm der bei *Papio sphinx* (Fig. 25) und *Macacus cynomolgus* (Fig. 29 *c*, *d*) angetroffene Befund, wo der 6. Intercostalraum den Höchststand angibt. Aber auch hierin können nur convergente Bildungen gesehen werden.

3. Anthropomorphae.

Bisher ist keine Beobachtung bekannt geworden, welche die Organisation eines Anthropomorphen auf tieferer Stufe zeigt, als die höchste Entwicklungsstufe bei *Hylobates* und niederen Affen sie angibt. Alle Befunde bei Anthropomorphen haben die der letzteren überholt. Dadurch nehmen die Anthropomorphen eine besondere Stellung ein und schließen enger aneinander. Trotzdem läßt sich aber auch bei ihnen eine Entwicklungsreihe nachweisen. Schimpanse nimmt in ihr den

tiefsten Rang ein. Der höchste ist dem Orang zuzuerkennen. Individuelle Schwankungen werden auch hier bestehen. Sie aufzudecken bleibt eine dankenswerte Aufgabe. Bisher liegt nur außer eigenen Beobachtungen eine Mitteilung Tandja's über Orang vor.

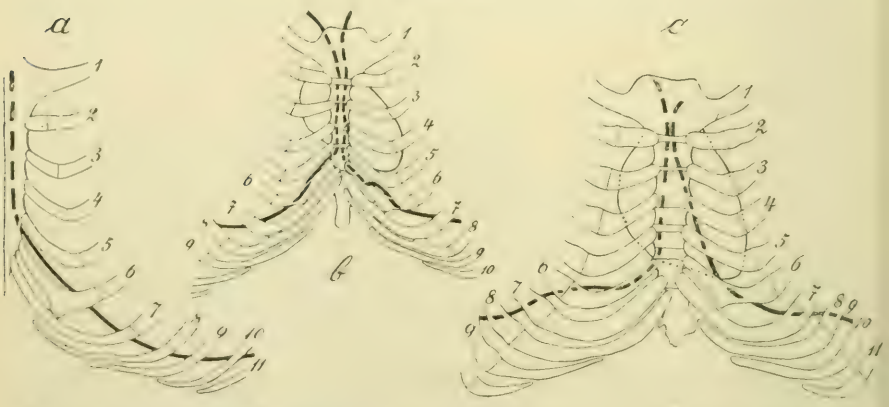
Schimpanse (Fig. 36 *a*, *b*, *c*).

Von 13 Rippenpaaren, welche die untersuchten Tiere besitzen, sind bei *b* 8, bei *c* 7 sternaler Natur. Das Objekt *c* indessen weist rechts 8 und links 7 Sternalrippen auf.

Beide sternale Grenzlinien berühren einander in der Medianlinie bei *a*. Sie haben bei *b* die Nachbarschaft aufgegeben, verlaufen aber, bis auf 4 bis 5 mm voneinander entfernt, parallel miteinander und

Fig. 36.

Schimpanse.



Sternale Grenzlinien der Pleura-Säcke von 3 Schimpansen. *a* 1 : 3; *b* Weibchen, etwa 1 : 4; *c* Männchen, 1 : 3.

leicht geschwungen hinter dem Brustbeine. Dabei schneidet die linke Grenzlinie die Incisura jugularis median und hält auch hinter dem Manubrium sterni die Mittellinie inne. Die rechte Grenzlinie liegt hinter der Incisura clavicularis und entfernt sich in deren Höhe von der linken 12 mm. Die linke Grenzlinie biegt in der Ebene der 4. Rippe seitwärts aus und schneidet deren Knorpel.

Die Berührung ist bei *c* hinter der unteren Hälfte des Manubrium bewahrt geblieben. Halswärts divergieren die Grenzlinien und treffen auf die Incisurae claviculares. In aboraler Richtung tritt unter Einbuße des primitiven Verhaltens gleichfalls eine Divergenz ein. Die rechte Grenzlinie wird unweit des rechten Randes des Brustbeines und hinter ihm angetroffen. Die linke verläßt hinter der Grenze von Manubrium und Corpus sterni die Mittellinie und zieht nunmehr

aboral-lateralwärts; sie schneidet die 4. linke Rippe an deren Sternalinsertion und in immer weiterer Entfernung vom Brustbeine die Knorpel der 5., 6. Rippe (1 cm—2,7 cm vom linken Sternum-Rande). Sie geht hinter der 6. Rippe unvermittelt in die costale Grenzlinie über, schneidet als solche die Knorpel-Knochen-Grenze der 7. Rippe.

Durch die Entfernung der Grenzlinien kommt bei *c* ein dreieckiges interpleurales Feld zustande; es nimmt eine retrosternale Lage ein und entfällt zum Teil hinter die Knorpel der linken 4. bis 6. Rippe. Die Spitze des Feldes befindet sich hinter der Verbindung des Manubrium mit dem Corpus sterni; die Basis fällt mit den Umrissen des Herzens zusammen und dehnt sich zwischen den Knorpeln des 6. Rippenpaares aus.

Es liegen in *a*, *b*, *c* drei verschiedene Stadien der retrosternalen Lage der Grenzlinien vor. Der differente Zustand am Objekte *c* entfernt sich vom primitiven am Objekte *a* in sehr erheblicher Weise. Die Form des interpleuralen Feldes bei *b* ist keine neue Erscheinung. Wir trafen sie bei *Ateles* (Fig. 22) im oralen Gebiete des Sternum an, ferner bei *Papio sphinx* (Fig. 25) und *Macacus* (Fig. 28, *a b*). Bei *Hylobates leuciscus* (Fig. 33) ist das Feld bedeutend weiter nach links ausgedehnt.

Die Form des dreieckigen, interpleuralen Feldes bei *c* ist jedoch eine ganz neue, eine nur den Anthropomorphen zukommende Erscheinung. Wohl findet man bei *Hylobates syndactylus* (Fig. 34 *a*, *c*) auch ein dreieckiges, interpleurales Feld. Dasselbe kehrt aber seine Basis dem Halse zu, während seine Spitze sich gegen den Schwertfortsatz wendet.

Die aboralen Enden der sternalen Grenzlinien sind bezüglich der Grade ihrer Ursprünglichkeit auf die beiden Seiten der drei Individuen verschieden verteilt. 1. Bei *b* befindet sich das Ende links hinter der Sternalanheftung der 6. Rippe, 2. bei *c* rechts liegt es etwas höher, 3. bei *a* und bei *b* rechts fällt es in den 5. Intercostalraum und 4. bei *c* links ist der Endpunkt wegen des Überganges der sternalen in die costale Grenzlinie verwischt. Man kann ihn auf die 6. Rippe verlegt annehmen.

Bei allen drei Objekten überschreitet die beiderseitige Grenzlinie beckenwärts die 6. Rippe nicht; ihr Ende kann aber der 5. Rippe genähert sein. Ein derartiges Verhalten, das hier die Regel ist, wurde beiderseits bei keiner andern Form angetroffen; es gehört zu den Merkmalen der Anthropomorphen. Es kombiniert sich bei *a*

mit dem primitiven Zusammenschlusse der Grenzlinien hinter dem Sternum.

Wohl ist ein ähnlicher Sekundärbefund linksseitig unter den Halbaffen bei *Arahis* und unter den niederen Affen bei *Ateles* beobachtet worden. Bei beiden handelt es sich aber um eine gleichzeitige Linksverlagerung der rechten Grenzlinie in dem betreffenden Gebiete, deren Ursache unbekannt geblieben ist. In der Sternalgegend, wie es bei Schimpanse der Fall ist, befindet sich diese hohe Lage nicht, vielmehr auf der linken Körperseite, wohin auch die rechte Grenzlinie verschoben ist. Eine Annäherung an den differenten Zustand der hohen Lage liegt rechts bei *Papio sphinx* und links bei *Hylobates leuciscus* vor, bei denen der 6. Zwischenrippenraum das Ende der Grenzlinie anzeigt.

Die seitliche Deviation der linken Grenzlinie unterliegt beim Schimpanse individuellen Schwankungen. Sie fehlt einerseits bei *a*, nimmt andrerseits bei *c* einen ausgesprochenen Charakter an, während *b* eine Zwischenform darstellt. Sie fügt sich in den Rahmen progressiver Zustände ein; denn sie wird in der gut gekennzeichneten Form bei niederen Primaten vermißt, wird bei andern Anthropomorphen zur Regel und tritt auch beim Menschen als eine sehr häufige, ja als normal angenommene Erscheinung hervor.

Der indifferenteste Befund *b*, in welchem die primitive sternale Lage der Grenzlinien mit dem differenten Höhenstande deren Endpunkte kombiniert ist, hat alle bei niederen Affen bekannt gewordenen Einrichtungen in wesentlichen Punkten überflügelt. Die Möglichkeit, ihn in rein morphologischem Sinne von niederen Zuständen abzuleiten, liegt mehrfach vor. *Hylobates lar*, *Hylobates agilis* (Fig. 32 *b*) und *Hylobates syndactylus* (Fig. 34 *b*), *Macacus* und *Papio* zeigen je Einrichtungen, welche wir als Ausgangspunkt des indifferenten, mithin auch der weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien beim Schimpanse annehmen können. Wo der genealogische Anschluß zu suchen sei, lassen die Pleura-Verhältnisse nicht erkennen. Die ganz eigenartige Gliederung des Brustbeines beim Genus *Hylobates*, wo zwei oder drei Rippenpaare mit einem Manubrium sterni verbunden sind, erschweren es, Schimpanse mit ihm in engste verwandtschaftliche Beziehung zu setzen. Es wird geboten, die Ablösung des Schimpanse vom Stamme tiefer anzunehmen, wo eine wie bei ihm vorliegende Gliederung des Brustbeines noch besteht. Diesbezüglich werden wir auf Organisationen verwiesen, welche bei allen andern niedern Affen herrschen.

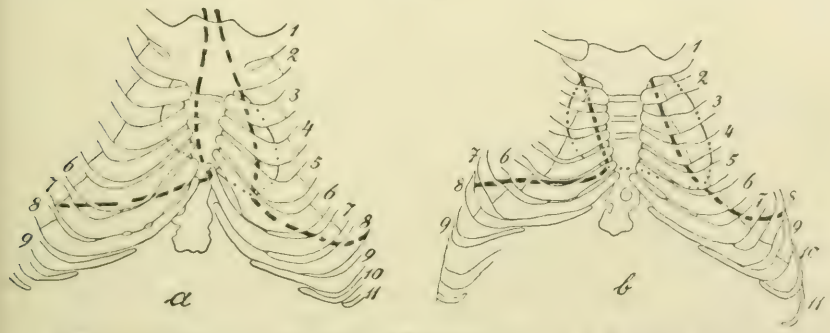
Gorilla (Fig. 37 *a*, *b*).

Es liegen die Beobachtungen an zwei Objekten vor. Das Objekt *a* hat Tanja bei seiner Darstellung benutzt. Es zeigt am Skelete durch den Besitz von 18 thoraco-lumbalen Wirbeln, 14 Rippenpaaren und 8 sternalen Rippen an der rechten Seite das primitivere Verhalten. Das Objekt *b* ist mit 16 thoraco-lumbalen Wirbeln und 13 Rippenpaaren ausgestattet, von welchen nur 7 sternaler Natur sind. Die Verhältnisse an den Pleura-Säcken sind hiermit übereinstimmend bei *a* die indifferenteren.

Die Grenzlinien entfernen sich bei *a* am oberen Sternalrande nur 0,5 cm voneinander; sie weichen aboralwärts weiter auseinander.

Fig. 37.

Gorilla.



Sternale Grenzlinien von zwei Gorilla. *a* Männchen, etwa 1:4; *b* Weibchen, etwa 1:4.

Das sich einstellende interpleurale Feld ähnelt dem von Schimpanse der Fig. 36 *c*; es wendet wie dort die Spitze auf-, die Basis abwärts. Es hat sich aber im Vergleiche mit jenem verbreitert. Die größte Breitenausdehnung erreicht es in der Höhe des 4. Rippenpaares (2,3 cm). Aboral ist die Breite auf 1,8 cm vermindert. Die rechte Grenzlinie zieht in leichtem Bogen rechts von der Mittellinie und mit rechtsgekehrter Krümmung hinter dem Sternum bis zur Basis des Schwertfortsatzes, wo sie die Sternalinsertion der 7. linken Rippe berührt, aber in der Höhe der Sternalinsertion der rechten 8. Rippe sich befindet. Die linke Grenzlinie verläßt das Sternum bereits in der Höhe der 2. Rippe, deren Knorpel sie schneidet. Sie entfernt sich aboral weiter und weiter vom Brustbein und lagert hier hinter den Knorpeln der 3. bis 5. Rippe, um hinter dem oberen Rande der 6. knorpeligen Rippe in die costale Grenzlinie überzugehen. Diese Übergangsstelle fällt mit dem Umrisse des Herzens zusammen.

Das interpleurale Feld ist von länglich-ovaler Gestalt. Es gestattet einem großen Teile der ventralen Fläche des Herzens eine Anlagerung an die Thorax-Wand.

Aus Angaben P. Eislers ist zu entnehmen, daß die rechte Grenzlinie an dem von ihm untersuchten Exemplare hinter dem Brustbeine in der Nähe der Insertionen der 1. bis 6. Rippe, die linke Grenzlinie aber fast in ganzer Ausdehnung lateral vom Brustbeine sich befunden habe. Es ist möglich, daß eine Zwischenform zwischen Objekt *a* und *b* vorgelegen hat.

Objekt *b*. Denkt man sich die rechte Grenzlinie des Objektes *a* stark lateralwärts verschoben, die linke Linie im oralen Abschnitte ein wenig, im aboralen Gebiete aber stärker nach der linken Körperseite gedrängt, so kommt der Befund *b* zustande. Das interpleurale Feld dehnt sich vom Brustbeine aus auf die rechte Gegend der knorpeligen Rippenteile ein wenig, auf die linke aber weit aus. Das Feld erhält durch den schrägen, aber parallelen Verlauf beider Grenzlinien eine Trapezform. Die rechte Grenzlinie schneidet die Knorpel der 6 oberen Rippen, den Knorpel der 1. Rippe weiter lateral als den der 6. Rippe. Ihre Entfernung von der Mittellinie beträgt oben 2, unten 1 cm. Der Übergang in die costale Grenzlinie erfolgt unter rechtwinkliger Abknickung hinter der 6. Rippe. Die linke Grenzlinie schneidet ebenfalls die Knorpel der 1.—6. Rippe, entfernt sich aber im Gegensatze zur rechten aboralwärts mehr und mehr von der Mittellinie. Der Übergang in die costale Grenzlinie ist unvermittelt; er ist nicht genau bestimmbar, liegt wohl zwischen 5. und 6. Rippe. Denkt man sich nämlich die abgeknickte Übergangsstelle der sternalen in die costale Grenzlinie bei *a* nur etwas weiter lateral verschoben, so ergibt sich ein Befund, wie er bei *b* verwirklicht ist. Die hochgradige stattgehabte Seitwärtsverschiebung spricht sich auch darin aus, daß die Knorpel-Knochen-Grenze der 6. Rippe von der linken Grenzlinie geschnitten wird. Das bedeutet im Vergleiche zu *a* einen gewaltigen Fortschritt der Umwandlung.

Die Grenzlinien haben jegliche Beziehungen zum Brustbeine, das durch Breitenentfaltung sich zudem noch auszeichnet, aufgegeben.

Das interpleurale Feld wird durch das an die ventrale Thoraxwand gelangte Herz in Anspruch genommen.

Das aborale Ende der Grenzlinien liegt rechts hinter der 6. Rippe, also um mehr als 1 Segment, fast um 2 Segmente, höher als wie bei *a*, wo es unterhalb der 7. Rippe in der Höhe der 8. Sternal-

rippe sich befindet. Der linksseitige Endpunkt, nicht genau mehr feststellbar, dürfte eine gleiche Höhe wie bei *a* eingenommen haben.

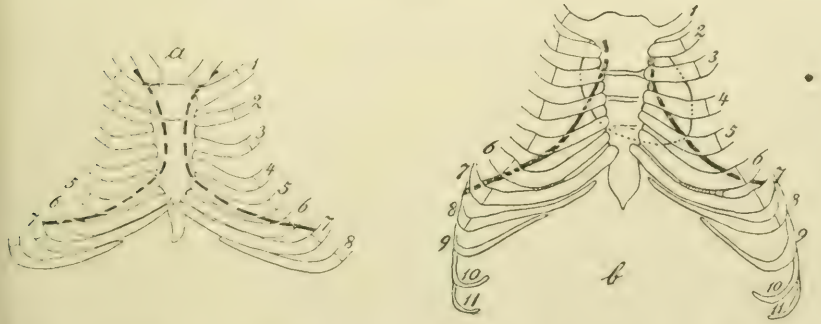
Trotz der stattgefundenen Umwandlungen an den Grenzlinien hat sich rechts am Objekte *a* ein ursprünglicher Höhenstand des aboralen Endes erhalten. Ein solcher wurde beim Schimpanse nicht mehr angetroffen, trotzdem auch beim Objekte *b* 8 sternale Rippen bestehen. Ein Indifferenzzustand wie beim Gorilla *a* ist bei *Hylobates lar, agilis* und *leuciscus* beobachtet worden und ist bei niederen Affen nichts Ungewöhnliches.

Orang (Fig. 38 *a*, *b*).

a. Ein von Tanja untersuchtes, junges Tier zeigt die ursprünglicheren Verhältnisse, welche in einigen Beziehungen sich über die von Gorilla erheben.

Fig. 38.

Orang.



Sternale Grenzlinien der Pleura-Säcke von zwei Orang. *a* nach T. Tanja 1 : 4; *b* Männchen, 1 : 4.

Das Tier besaß, wie das Objekt *b*, 16 thoraco-lumbale Wirbel, 12 Rippenpaare und unter ihnen 7 von sternaler Natur.

Die Grenzlinien sind symmetrisch angeordnet. Eine jede gelangt aus der 1 cm über die 1. Rippe herausragenden Pleura-Kuppel hinter Clavicula und untern Teil der Incisura clavicularis sterni; sie folgt dann hinter dem Brustbeine dessen Seitenrande bis zur Höhe der 5. Rippe. Hier biegt die sternale Grenzlinie jederseits seitlich ab zum Übergange in die costale Linie.

Der Höhenstand des aboralen Endes fällt jederseits mit der Insertion der 5. Rippe zusammen. Diese wird in der Nähe des oberen Randes geschnitten. Die Verschiebung der Pleura-Säcke hat, soweit sie noch hinter das Sternum fallen, was rechterseits bei Schimpanse und Gorilla der Fall ist, nirgends einen so hohen Grad erreicht wie hier.

Die costalen Grenzlinien ziehen anfangs hinter der 5. Rippe lateralwärts und schneiden bereits die 6. Rippe an deren Knorpel-Knochen-Grenze.

Dieser Zustand ist bei Schimpanse einmal auf der rechten Seite Fig. 36 *c*, bei Gorilla einmal beiderseits erreicht worden (Fig. 37 *b*).

Das interpleurale Feld nimmt im Unterschied zu Schimpanse *c* und beiden Exemplaren von Gorilla eine retrosternale Lage, ist demgemäß von länglich-viereckiger Gestalt und von geringer Breite.

b. Auch hier nehmen beide Grenzlinien eine symmetrische Lage ein; sie beginnen hinter der Incisura clavicularis sterni. Eine Übereinstimmung mit *a* zeigt sich fernerhin darin, daß die costalen Grenzlinien die 6. Rippen an deren Grenzen vom Knorpel in den Knochen schneiden. Im übrigen stellten sich neue, einzig dastehende Umwandlungen ein, welche als gewaltige Verschiedenheiten im Vergleiche mit *a* in die Augen fallen. Beide Grenzlinien sind im oberen Gebiete auf die Seitenränder des Brustbeines verlagert. Die rechte Linie verläßt dasselbe hinter der Sternalinsertion der 3., die linke hinter derjenigen der 2. Rippe. Von hier aus entfernen sich die costal gewordenen Grenzlinien in aboraler Richtung voneinander, anfangs allmählich, bald aber so beträchtlich, daß sie in der Höhe des 5. Rippenpaares dreimal so weit auseinanderliegen, als in der Höhe des 3. Weiterhin schlagen sie eine weniger steile Richtung ein und schneiden die 6. Rippe bereits jederseits am Übergange in deren knöchernen Abschnitt.

Die aboralen Endpunkte der Grenzlinien, welche am Objekte *a* hinter dem oberen Rande der Sternalinsertion des 5. Rippenpaares angetroffen werden, sind hier nicht mehr genau zu bestimmen, da der Übergang in die »costalen« Grenzlinien unvermittelt ist. Dieser unmittelbare Übergang kam durch seitliche Verschiebung der aboralen Endpunkte zustande. Sie dürften, wie beim Objekte *a*, hinter den Knorpeln des 5. Rippenpaares gelegen sein, wo die stärkste Krümmung der Grenzlinien sich kundgibt.

Das interpleurale Feld schließt die ganze hintere, orale Fläche des Brustbeines in sich und dehnt sich jederseits auf die costale Thoraxwandung aus. Es ist gegen den Hals zu offen, und zwar in der Breite des Manubrium sterni. Abdominalwärts tritt eine rasche und beträchtliche Erweiterung ein.

Der größere Teil der ventralen Fläche des Herzbeutels ist der

Thoraxwand angelagert. Selbst die Spitze des Herzens fällt noch in den Bereich des interpleuralen Feldes.

Die orale Verschiebung der unteren Endpunkte hat sich bei Orang um drei Segmente höher vollzogen als wie beim Gorilla *a* auf der rechten Seite, um etwas mehr als ein Segment wie beim Gorilla *b* auf der gleichen Seite. Sie steht beim Schimpanse um etwas weniger als ein Segment gegen die beim Orang zurück. Dieser nimmt daher die höchste Stufe in der oralen Verschiebung der Pleura-Säcke ein.

Die linksseitige Verschiebung hat beim Gorilla *b* einen gleichen Grad erreicht wie beim Orang *b*.

Die Befunde bei Orang lassen sich von einem indifferenten Zustande, wie ihn Schimpanse *a* und *b* darbieten, ungezwungen ableiten. Das differentere Verhalten bei Schimpanse *c* und Gorilla *a* und *b* kann jedoch nicht mehr als Ausgangspunkt für den ursprünglicheren Tatbestand bei Orang *a* angenommen werden. Nimmt man für alle drei Anthropomorphe eine ursprünglichere Organisation als gemeinsamen Ausgangspunkt für eine je selbständige Umwandlung bei jedem Vertreter an, so ist ein jeder Fall im Gebiete der individuellen Schwankungen leicht zu erklären.

Mit Sicherheit läßt sich über eine engere oder weitere genealogische Verwandtschaft der Anthropomorphen zueinander aus dem Verhalten der Pleura-Grenzen nichts aussagen. Es ist jedoch nicht ohne weiteres wahrscheinlich, daß die eine Form aus der andern sich entwickelt habe. Fest steht indessen die Tatsache, daß die drei Anthropomorphen Gemeinsames in der Entwicklung der Pleura-Säcke besitzen, welches eine Eigenartigkeit für sie ist. Wenn daher eine direkte Verwandtschaft zwischen ihnen auch nicht bestehen sollte, so schlugen sie doch einen gleichen Entwicklungsgang ein. Eine jede neue genaue Beobachtung wird das Urteil über die schwierige Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen schärfen können. Heute sind wir mit dem entscheidenden Materiale noch schlecht bestellt.

c. Mensch (Fig. 39 u. 40).

Der Breitegrad individueller Schwankungen ist groß. Ganz ursprüngliche und hoch differente Einrichtungen sind bei ihm allmählich bekannt geworden (vergl. Tanja). Man könnte behaupten, daß auch für die Anthropomorphen einmal ein ähnlicher Breitegrad individueller Schwankungen sich würde nachweisen lassen. Das ist ja möglich, für Schimpanse sogar wahrscheinlich. Gorilla und

vor allem Orang zeigen indessen in dem Baue ihres Rumpfes so große Spezialisierungen, daß diese auch in der Anordnung der Brustorgane sich wiederspiegeln werden. Derartige strenger fixierte, fester eingebürgerte Eigenschaften treten nach dem Stande unsrer Erfahrungen bei *Hylobates syndactylus* und bei *Macacus cynomolgus* uns entgegen. Sie für Orang in gleicher Weise anzunehmen, halte ich für durchaus gerechtfertigt.

Die Einrichtungen am menschlichen Rumpfe sind nach allem, was wir wissen, nicht so spezialisiert, daß nicht Rückschläge und Weiterbildungen an ihm sich einstellen können. Ebenso wie das Skelet sind auch die Weichteile Schwankungen unterbreitet. Die sternalen Grenzlinien zeigen eine Fülle derselben. Einerseits treten Anklänge an die Organisation niederer Affen, selbst größere Übereinstimmung mit ihr in die Erscheinung. Derartige primitive Befunde weisen auf Entwicklungsstadien zurück, welche von den Anthropomorphen weit überholt sind. Progressive Variationen sind andrerseits an den sternalen Grenzlinien des Menschen bekannt geworden. Sie erreichen niemals die äußerste Grenze der Umwandlung, welche Gorilla und Orang uns darbieten. Der Mensch steht daher bezüglich der sternalen Grenzlinien nicht am Ende der Entwicklungsreihe. Dieser Satz kann durch reichere Erfahrungen über Schwankungen bei den Anthropomorphen nur gesichert werden, da die Möglichkeit besteht, bei ihnen noch ausgesprochenere Umwandlungen anzutreffen.

Die beim Menschen bekannt gewordenen Variationen (vergl. Tanja 1891) lassen sich nach ihren verschiedenen Merkmalen zusammenfassen und ordnen. Leitend hierbei sind die gleichen Gesichtspunkte, nach denen das tierische Material behandelt worden ist.

α. Berührung beider sternaler Grenzlinien.

1. Der ursprünglichste Zustand zeigt uns die Berührung beider Grenzlinien vom Manubrium sterni oder von der Höhe des 2. Rippenpaares an über den ganzen Körper des Brustbeines und über die orale Hälfte des Schwertfortsatzes. Ein solcher Tatbestand ist beim Neugeborenen, beim 18monatigen und 8jährigen Knaben, sowie beim 55jährigen Manne aufgenommen worden.

Das Alter ist für das Auftreten dieses primitiven Zustandes nicht ausschlaggebend. Er ist bisher nur bei männlichen Individuen in der Literatur verzeichnet. Er stimmt überein mit Befunden bei Halbaffen und niederen Affen. *Macacus*-Arten (Fig. 26, 28 *a*, 29 *a*) bieten

ihn öfters dar. Unter den Hylobatiden finden wir ihn bei *Lar* (Fig. 31), *Agilis* (Fig. 32 *b*) und *Syndactylus* (Fig. 34 *b*).

Die Übereinstimmung wird um so augenfälliger, wo das Brustbein in Verbindung mit 8 Rippenpaaren geblieben ist und die Grenzlinien sich nichtsdestoweniger geschlossen bis auf den Schwertfortsatz ausdehnen. Skelet und Pleura-Grenzen zeigen hier Wechselbeziehungen zueinander und deuten auf weit zurückliegende Einrichtungen hin (Fig. 39 *1*).

Die Berührung der Grenzlinien setzt sich nur selten auf das Manubrium sterni hinauf fort. Sie endigt in dessen Mitte bei einem 11jährigen Mädchen. Bis zum oberen Rande des Brustbeines ist der Anschluß der Grenzlinien bisher nicht wahrgenommen worden.

2. Berührungen der Grenzlinien von der Höhe des 2. Rippenpaares an bis zur Basis des Schwertfortsatzes werden wiederholt angetroffen (C. Sick 1885). Berührungen von der 2. Rippe bis zur Höhe des 7., des 6., des 5. und des 3. Rippenpaares finden sich bei Tanja aufgeführt. Hieran schließen sich die Beobachtungen, wonach die Berührung beider Grenzlinien nur noch auf kurze Strecken beschränkt ist. Sie leiten zum Zustande der Trennung in ganzer Ausdehnung über.

Nach Hamernik (1858) bleiben die Grenzlinien in der Regel bis zur Höhe der Sternalanheftung des 6., nach Luschka (1858) und Pansch (1881) bis zur Höhe des 4. Rippenpaares vereinigt.

Die Berührung der Grenzlinien in der Mittellinie wird zuweilen angetroffen. Sie besteht vom Manubrium bis zum Schwertfortsatze beim 55jährigen Manne, bis zum 6. Intercostalraume bei einer 69jährigen Frau und bis zur Höhe des 3. Rippenpaares bei einem 66jährigen Manne.

Verlagerung der sich berührenden Grenzlinien nach links. Sie liegt häufiger vor als eine solche nach rechts. Sie erfolgt bis zum linken Rande des Brustbeines. Nur einmal überschritt sie den linken Sternalrand. Sonst können die links verlagerten Grenzlinien bis zum Schwertfortsatze oder aber nur über kleine Strecken des Brustbeines sich erstrecken.

Verlagerung der aneinandergeschlossenen Grenzlinien nach rechts. Sie tritt weniger ausgesprochen und auch seltener auf, erfolgt meist nur auf kürzere Strecken des sternalen Verlaufes der Grenzlinien. Der rechte Seitenrand des Brustbeines wird durch beide Grenzlinien nie bestrichen. Die Verschiebung beschränkt sich also

immer auf die rechte Sternalhälfte. Sie stellt sich nicht über eine größere Strecke ein, als die Entfernung von 2—3 Rippen beträgt.

Die Linksverlagerung der vereinigten Grenzlinien bestand unter den Halbaffen bei *Arahis* (Fig. 20) und erfolgte bis hinter die Rippenknorpel. Sie ist keine ganz seltene Erscheinung bei Affen. Bei *Macacus nemestrinus* (Fig. 27) liegt sie in ganzer Ausdehnung bis zum Schwertfortsatze vor und ist größtenteils bis über den Sternalrand hinaus erfolgt. Ähnlich verhält sich *Macacus cynomolgus* der Fig. 29 *c*. Bei *Papio mormon* (Fig. 24) ist die Verlagerung auf orale Strecken der Grenzlinien beschränkt. Die Linkslage liegt bei *Hylobates agilis* (Fig. 32 *a*) in ganzer Ausdehnung vor, von der 3.—8. Rippe zur Seite des Brustbeines.

Die Rechtsverlagerung ist wie beim Menschen auch bei Affen selten vorhanden. Ein auffallendes Beispiel gibt *Papio mormon* der Fig. 23 ab, wo die geschlossenen Grenzlinien von der 3.—8. Rippe zur Seite des Brustbeines angetroffen werden.

Häufigkeit der Verlagerung. Die Linkslage ist unter 20 Fällen lateraler Deviation beim Menschen 16 mal durch Tanja angetroffen worden.

Die Ursachen für die seitliche Abweichung der geschlossenen Grenzlinien lassen sich mit Sicherheit nicht angeben. Das Verhalten von Herz und Lungen hätte in jedem Falle genau festgestellt werden müssen, um Aufschluß über die Abhängigkeit der Verlagerung von andern Momenten zu erhalten. Immerhin wird man nicht fehlgehen, wenn das nach links verschobene Herz für die häufige Linksverschiebung der Pleura-Grenzen verantwortlich gemacht wird. Andre Tatsachen, weiter unten erwähnt, bestärken uns in dieser Auffassung. Auskunft über die Ursachen der Rechtsverlagerung kann vorderhand nicht erteilt werden.

Die gleichzeitige Verdrängung des Herzens und der geschlossenen Grenzlinien nach links stellt sich bei *Arahis* (Fig. 20) ein. Das Herz überschreitet die Mittellinie nach links dreimal so viel als nach rechts. Auch bei *Papio mormon* (Fig. 24) fallen beide Erscheinungen zusammen. Der größere Teil des auf den Thorax entworfenen Herzens lagert links von der Mittellinie.

Bei *Macacus nemestrinus* (Fig. 27) ist der Umfang des Herzens ungefähr gleichmäßig auf beide Körperseiten verteilt, bei gleichzeitiger Linkslagerung der geschlossenen Pleura-Grenzen. Der Fall ist zugunsten des Herzens als angenommener Ursache der Pleura-Verschiebung nur noch des Umstandes wegen anzuführen, als die letztere

im Gebiete der Herzkontur sich befindet. Diese Erscheinung liegt auch bei *Avahis* und *Mormon* vor.

Die Frage nach der Ursache der Linkslage der Grenzlinien verliert dadurch an Durchsichtigkeit, daß das Herz stark nach links verschoben sein kann, ohne daß die Grenzlinien ihm gefolgt sind. Die Befunde bei *Nycticebus* (Fig. 14, *Chiromys* (Fig. 16), *Tarsius* (Fig. 19) und *Hylobates syndactylus* (Fig. 34, *b*) legen Zeugnis dafür ab.

Die aborale Ausdehnung der sich berührenden Grenzlinien vollzieht sich im ursprünglichsten Zustande bis zur Mitte des Schwertfortsatzes, beim Vorhandensein von 8 Sternalrippen. Sie rückt im differenteren Zustande bis in die Höhe der 3. Rippen hinauf. Zwischen diesen extremen Stellungen liegen fünf Segmente, welche der nachbarlichen Beziehungen der sternalen Grenzlinien beraubt werden.

Ursache für das Verharren der weiten Ausdehnung der benachbarten Grenzlinien kann nicht direkt im Erhaltenbleiben von 8 Sternalrippen gesucht werden; denn man kennt Fälle mit dieser primitiven Zahl von Brustbeinrippen, wo die Grenzlinien höher endigen als da, wo nur 7 Sternalrippen bestehen (Fig. 40 *4*). So können die Grenzlinien ihre Berührung bereits in der Höhe der 3. Rippe aufgeben, trotz des Bestandes von 8 Sternalrippen.

Die ursächlichen Momente müssen tiefer gesucht werden. Die ganze Gestaltung des Brustkorbes, welche Form und Lage von Herz und Lungen beeinflußt, wird auch auf die Anordnung und Pleura-Säcke zurückwirken. Die strenge Analyse des Einzelfalles muß darüber aufklären. Auch hier sind das Wechselspiel der Variation und deren Symptome nicht leicht zu ergründen.

Fälle mit primitivem Verhalten an Skelet und sternalen Grenzlinien wie auf Fig. 39 *1* sollten zu weiterer Untersuchung des ganzen Thorax samt Inhalte dienen.

Die Berührung der sternalen Grenzlinien führt das Vorhandensein eines Ligamentum pericardiaco-sternale im Gefolge und erlaubt bei den Lungen eine Ausdehnung bis zur Medianlinie. Damit fällt die Bedingung für das Auftreten eines Sinus costo-mediastinalis auch auf der linken Körperhälfte fort.

β. Auseinanderweichen beider sternaler Grenzlinien in ganzer Ausdehnung.

Es reiht sich an den im Vorhergehenden besprochenen Zustand an, in welchem die Berührung wie auf der Fig. 39 *4* und Fig. 40 *5* eine beschränkte gewesen ist.

1. Das Auseinanderweichen kann von der Mittellinie aus gleichmäßig nach beiden Seiten erfolgt sein. Dieser Zustand ist bei einem zweijährigen Mädchen beobachtet worden (Fig. 40 3). Die Grenzlinien liegen hinter den seitlichen Rändern des Brustbeines bis zur Sternalinsertion des 7. Rippenpaares.

2. Die rechte Grenzlinie hat die mediane Lage bewahrt: die linke ist seitlich verschoben. Dieser Zustand kann in zahlreichen Beobachtungen verschiedensten Entwicklungsgrades vorgeführt werden.

Die linke Grenzlinie lagert hinter den Knorpelteilen der sechs oberen linken Rippen in der Nähe des Sternalrandes (Fig. 40 2). Sie ist beim 20 cm langen Embryo weiter lateralwärts verschoben, um hinter der 7. Rippe in die costale Grenzlinie überzugehen (Fig. 39 5). Sie schneidet die Mitte der Knorpelstücke der 1.—7. Rippe bei einem Neugeborenen. In den beiden letzten Fällen ist die rechte Grenzlinie gegen den rechten Sternalrand verschoben, so daß sie nur in Rücksicht auf die überwiegende linksseitige Verlagerung in diese Gruppe zu zählen sind. Ganz reine Formen sind wegen häufigen Zusammentreffens verschiedener Zustände selten.

Das interpleurale Feld räumt dem Herzen eine nähere Nachbarschaft mit der vorderen Wand des Thorax ein.

Das häufigere Vorkommen und der größere Ausschlag der seitlichen Verlagerung der linken Grenzlinie legen den Gedanken nahe, daß die Linkslage des Herzens die Ursache für diese Verschiebung ist. Zur gleichen Annahme führte die häufigere Linksverschiebung beider, im ursprünglichen Verbande verbliebener Grenzlinien. Da trotz der Linkslage des Herzens beide Grenzlinien in der Medianlinie verharren können, so müssen noch andre Kräfte bei deren Deviation im Spiele sein. Folgende Überlegung dürfte aufklärend sein. Ist der Raum zwischen Wirbelsäule und Brustbein verhältnismäßig weit, so kann das Herz in ihm sich zur Seite verschieben, ohne eine Zwangsäußerung auf die Organe vor ihm auszuüben. Wird der Raum beschränkter, so werden die letzteren zunächst in Mitleidenschaft gezogen, verdrängt, und zwar nach der Seite, nach welcher das Herz ausweicht. Wird der Raum noch mehr eingeengt, so tritt eine Berührung des Herzens mit der vorderen Skeletwandung ein. In diesem Falle ist die Linksverlagerung des Herzens und die des linken Pleura-Sackes ohne weiteres verständlich. Hiernach läßt es sich auch rechtfertigen, die folgenden Zustände an den Grenzlinien als höhere Entwicklungsstufen den vorgeführten anzureihen.

γ. Durch die Herzlage bedingte Linksabweichung der linken Grenzlinie.

Diese Form ist als »Herzabweichung« durch eine schräge seitliche Ausbiegung der linken Grenzlinie gekennzeichnet und durch Luschka (1857) als solche beschrieben worden. Die Ausbiegung folgt derjenigen des Herzens, so daß die gegenseitigen Beziehungen deutlich hervortreten.

Die »Herzabweichung« der Grenzlinie äußert sich sehr verschieden. Sie vermag mit den vorgeführten Zuständen sich zu kombinieren und erscheint demgemäß im Kleide zahlreicher Variationen. Solange diese nur zum Teile bekannt waren, wurden durch die Autoren verschiedene Normalbefunde aufgestellt. Diese sind als Befunde wertvoll, normale können sie nicht alle sein. Ihren morphologischen Wert erlangen sie als progressive Entwicklungsbildungen und reihen sich an die Verhältnisse bei den Anthropomorphen an.

Die »Herzabweichung« der linken Grenzlinie tritt in der Regel in der Nähe der Herzspitze auf. Sie äußert sich darin, daß die Grenzlinie die Sternalinsertionen der linken 6. oder 5. oder 4. oder gar der 3. Rippe verläßt, um darauf, leicht gebogen, mit links gerichteter Konvexität seitlich mehr und mehr auszubiegen.

Die Abgrenzung gegen die costale Grenzlinie kann dabei in voller Schärfe erhalten bleiben (Fig. 40 *6*). Sie kann aber bei stärkerer Linksverschiebung der sternalen Grenzlinie veröden (Fig. 40 *5*). In diesem Falle setzt sich die links konvexe Linie als eine links konkave Linie beim Übergange in die costale Grenzlinie fort. Die Fig. 39 *4*, 40 *5*, 40 *6* lassen die verschiedenen Grade der »Herzabweichung« erkennen. Die Befunde tragen das Gemeinsame einer streckenweise primitiven Berührung der Grenzlinien im oralen Gebiete.

Das Ergebnis der »Herzabweichung« ist um so gewaltiger, je weiter rechts die Trennung der linken Grenzlinie von ihrer Nachbarin erfolgt. Tritt die Trennung hingegen hinter der linken Hälfte des Brustbeines ein, so verkleinert sich das frei werdende, interpleurale Feld.

Zuweilen folgt die rechte Grenzlinie der deviierenden linken eine Strecke weit; sie ist in diesem Falle nach links verschoben und liegt dann hinter dem linken Sternalrande. Sie folgte der linken Grenzlinie bei einem Neugeborenen noch weiter, überschritt den linken Rand des Brustbeines in den Höhen der 4. und 5. Rippe und war stark nach links gekrümmt. Von der 5. Rippe wendete sich

die rechte Grenzlinie schräg hinter das Corpus sterni und erreichte die Sternalinsertion der 7. rechten Rippe.

Die »Herzabweichung« der linken Grenzlinie kann zuweilen oralwärts weiter verschoben sein. Tanja fand die größte laterale Ausbuchtung bis in die Höhe der 4. Rippe hinaufgerückt.

In diesem Falle war die Trennung beider Grenzlinien in ganzer Ausdehnung eingetreten. Das interpleurale Feld erreichte eine besonders große Ausdehnung.

Denkt man sich den Zustand der »Herzabweichung« der Fig. 23 noch gesteigert, so müssen schließlich seitliche Verschiebungen der linken Grenzlinie sich einstellen, wie sie die Fig. 39 *5* zeigt und wie sie im Abschnitte *β* als extreme Formen der Auseinanderweichung vorgeführt worden sind. Daraus ergibt sich ein engerer Anschluß an Formzustände, welche unter *β* als eine Gruppe besprochen worden sind, und an die hier als reine »Herzabweichungen« behandelten Befunde.

Der extreme Fall beim Schimpanse (Fig. 36 *c*) wird, was die seitliche Verlagerung der linken Grenzlinie betrifft, beim Menschen erreicht und sogar überholt. Progressive Variationen erreichen beim Menschen zuweilen auch die beim Gorilla der Fig. 37 *a* angetroffenen Umwandlungen, wenigstens was die Linkslage der Pleura anlangt. Eine seitliche Verschiebung bis zum Knochenteile der 6. Rippe jedoch, wie sie bei Gorilla (Fig. 37 *b*) und Orang (Fig. 38 *b*) besteht, ist beim Menschen bisher nicht beobachtet worden. Ein Höhenstand der sterno-costalen Grenzlinie, wie er bei Gorilla *b* und Orang sich eingestellt hat, ist beim Menschen ebenfalls unbekannt. Die Größe eines interpleuralen Feldes, bei Gorilla *b* und Orang *b* durch die Divergenz beider Grenzlinien verursacht, wird im menschlichen Bauplane vollends vermißt. Die Ursachen hierfür liegen in der enormen Breitenentfaltung des Thorax der betreffenden Anthropomorphen und der gleichzeitigen relativen Einengung des Raumes zwischen Wirbelsäule und Brustbein, wodurch das Herz in weiter Ausdehnung an die vordere Skeletwand heranrückt und die gesteigerte Verschiebung der Pleura-Säcke zur Seite bedingt.

Beim Erwachsenen kann die linke Grenzlinie nach C. Sick in der Höhe der 5. Rippe 3 cm, in der Höhe der 6. Rippe 4 cm, der 7. Rippe 5 cm vom Brustbeine entfernt sein.

δ. Höhenstand der aboralen Endpunkte der sternalen Grenzlinien.

Rechts. In Fällen mit 8 Sternalrippen kann die Grenzlinie in verschiedenen Höhen endigen:

1. hinter der Mitte des Schwertfortsatzes (Fig. 39 *1*). Die rechtwinklig abbiegende costale Grenzlinie umschließt mit der 8. Rippe und dem Schwertfortsatze ein dreieckiges, abdominales Feld. Dieser ursprünglichste bekannte Befund erhebt sich über den bei *Lemur* (Fig. 18), *Macacus radiatus* (Fig. 28 *a*), *Hylobates lar* (Fig. 31), wo die 9. Rippe in das abdominale Feld noch hineinragt; er greift zurück bis auf Organisationen, welche bei *Nemestrinus* (Fig. 26, 27), *Radiatus* (Fig. 28 *c*), *Cynomolgus* (Fig. 29 *a*, *b*), *Hylobates agilis* (Fig. 32 *a*) und *Leucisc*us (Fig. 33) verwirklicht sind. Anthropomorphe haben, soweit es bis jetzt bekannt ist, dieses Entwicklungsstadium überwunden;

2. hinter der Sternalinsertion der 8. Rippe (Fig. 39 *2*, *3*). Der Befund weist zurück auf Zustände, wie sie bei *Mormon* (Fig. 24), *Sinicus* (Fig. 28 *b*) vorliegen. Unter den Anthropomorphen ist ähnliches bei Gorilla (Fig. 37 *a*) angetroffen worden;

3. hinter dem 6. Zwischenrippenraume (Fig. 39 *4*). Diese Verschiebung des Höhenstandes bei 8 sternalen Rippen ist bei *Sphinx* (Fig. 25) in ähnlicher Anordnung ausgeprägt. *Cynomolgus* der Fig. 29 *d* verhält sich etwas primitiver, da die Grenzlinie hinter der Sternalinsertion der 7. Rippe endigt. Schimpanse der Fig. 36 *a* und *c* zeigt bei gleicher Indifferenz am Skelete einen differenteren Höhenstand an dem Pleura-Sacke, hinter der 6. Rippe bei *c*, hinter dem 5. Intercostalraume bei *a*.

Im Normalbestande von 7 Sternalrippen ist für den Höhenstand das Folgende bekannt geworden. Das Ende der Pleura liegt:

1. hinter dem Schwertfortsatze. Ein abdominales Feld ist von der 7. Rippe begrenzt (Fig. 40 *1*). Dieser für den Menschen ursprüngliche Befund führt auf Einrichtungen zurück, wie sie bei *Tarsius* (Fig. 19), *Cynomolgus* (Fig. 29 *c*), *Hylobates syndactylus* (Fig. 34 *a*) bestehen. Bei Anthropomorphen ist ähnliches bisher nicht bekannt geworden;

2. hinter der 7. Rippe. Im Anschlusse an den vorigen Fall liegt das Ende der Grenzlinie am unteren Rande der 7. Rippe, so daß ein abdominales Feld in letzten Andeutungen noch vorliegen kann (Fig. 40 *2*, *5*, *6*), oder es liegt hinter der Sternalinsertion. Dieses Verhalten nähert sich dem normalen. Es wird auch bei *Hylobates* beobachtet. *Agilis* der Fig. 32 *b* und *Syndactylus* der Fig. 34 *b* und *c* bieten es in reiner Form dar, während bei *Cynomolgus* der Fig. 29 *d* der rechtsseitige Bestand von 8 Sternalrippen den Befund indifferenter gestaltet;

3. hinter dem 6. Zwischenrippenraume am oberen Rande der 7. Rippe oder etwas höher (Fig. 40 *3*). Ein gleicher Höhenstand ist bei *Papio sphinx* beobachtet worden; aber der Bestand von 8 Sternalrippen läßt den Befund indifferenter erscheinen;

4. hinter der Insertion der 6. Rippe (Fig. 40 *4*). Nach Luschka als Normalbefund bezeichnet, erreicht derselbe bereits eine fortschrittliche Bedeutung, insofern er bei niederen Affen nicht mehr, wohl bei Gorilla der Fig. 37 *b* verwirklicht ist.

Höhere Entwicklungsstufen sind beim Menschen nicht beobachtet worden. Sie werden jedoch beim Orang (Fig. 37 *a*, *b*) angetroffen, bei dem die Sternalinsertion der 5. Rippe das Ende der Grenzlinie bezeichnet (*a*), oder eine ganz eigenartige progressive Form durch seitliche Abweichung erzielt wird (*b*).

Fig. 39.

Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke des Menschen. Schematisch nach T. Tanja. Das Brustbein ist mit 8 Rippenpaaren bei 1, 2, 4, mit 8 Rippen linkerseits bei 5 und rechterseits bei 3 verbunden. Die Grenzlinien sind hinter dem Sternum bei 1—3 vereinigt, bei 4 und 5 auseinandergewichen. Bei 1 besteht ein abdominales Feld; bei 2—5 ist eine allmähliche Steigerung einer Verschiebung der Pleura-Säcke in oraler Richtung bemerkbar.

Links. In Fällen mit 8 Sternalrippen wird das Ende der Grenzlinie in sehr verschiedenen Höhen gefunden:

1. hinter der Mitte des Schwertfortsatzes (Fig. 39 *1*). Ein abdominales Feld, von der 8. Rippe begrenzt, entspricht dem der rechten Seite und wiederholt weit zurückliegende Einrichtungen. *Nemestrinus* (Fig. 27, 26), *Cynomolgus* (Fig. 29 *a*), *Hylobates agilis* (Fig. 32 *a*) stehen auf gleicher Stufe. *Lemur* (Fig. 18), *Cynomolgus radiatus* (Fig. 28 *a*) und *Hylobates lar* (Fig. 31) verhalten sich ursprünglicher: die 9. Rippe reicht bei ihnen an das abdominale Feld heran;

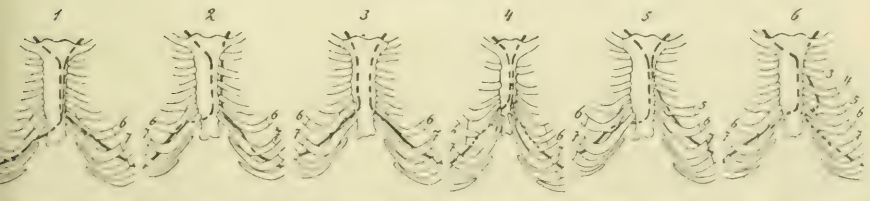
2. hinter der Sternalinsertion der 7. Rippe (Fig. 39 *2*). *Mormon* der Fig. 24 verhält sich primitiver; die Grenzlinie endigt hinter der 8. Rippe. Bei *Sphinx* (Fig. 25) ist ihr Ende in den 7. Intercostalraum verschoben;

Bei 1 und 2 kommt das Ursprüngliche durch die Berührung beider Grenzlinien zum schärferen Ausdrucke;

3. hinter der Sternalinsertion der 5. Rippe (Fig. 39 *4*). Der Fall ist mit der hohen Trennung der Grenzlinien und der »Herzabweichung« der linken Grenzlinie vergesellt. Er entspricht ungefähr dem von Luschka angegebenen Normalzustande der linken Grenzlinie beim Bestande von 7 Sternalrippen. Entsprechende Befunde werden bei niederen Affen vermißt. Schimpanse der Fig. 36 *a* verhält sich primitiver; das Ende der Grenzlinie liegt hinter der Sternalinsertion der 6. Rippe. Ein ähnlicher Befund ist beim Menschen bisher nicht wahrgenommen worden, wird aber voraussichtlich einmal beobachtet werden, da es sich um ein Zwischenstadium von 2 und 3 handelt.

In Fällen mit der normalen Anzahl von 7 Sternalrippen kehren primitive Verhältnisse an der Pleura wieder, und progressive fügen

Fig. 40.



Sterno-costale Grenzlinien der Pleura-Säcke beim Menschen. Schematisch, nach T. Tanja. Das Brustbein ist mit sieben Rippenpaaren verbunden. Die Berührung der sternalen Grenzlinien ist bei 1 und 4 erhalten, bei 2 und 3 ist eine gleichzeitige Entfernung erfolgt; bei 5 und 6 ist die linke Grenzlinie zur Bildung einer »Herzabweichung« lateralwärts verschoben. Ein abdominales Feld besteht rechterseits bei 1 und 5. Eine allmähliche Verschiebung der Pleura-Säcke in oraler Richtung ist bei 2, 6, 2 und 4 bemerkbar.

sich dem Normalbefunde an. Es sind folgende Höhenlagen des Endes der Grenzlinie zu verzeichnen:

1. hinter der Mitte des Schwertfortsatzes (Fig. 39 *3*). Ein von der 7. Rippe begrenztes abdominales Feld deutet auf eine bei niederen Formen bestehende Organisation hin. Sie ist realisiert bei *Tarsius* (Fig. 19), bei *Hylobates agilis* (Fig. 32 *b*) und *Hylobates syndactylus* (Fig. 34 *a*, *b*, *c*). *Agilis* ist primitiver als *Syndactylus*, da die 8. Rippe in das abdominale Feld hineinbezogen ist. Ein ähnlicher Befund wird auch beim Menschen einmal angetroffen werden können, da ein abdominales Feld beim Auftreten von 8 Sternalrippen bekannt ist. Die Anthropomorphen zeigen dieses Stadium nicht mehr;

2. hinter der Sternalinsertion der 7. Rippe (Fig. 40 *6*). Beide Fälle sind mit einer ausgesprochenen »Herzabweichung« der linken Grenzlinie kombiniert; sie hat den medialen Tiefstand der letzteren

nicht aufgehoben. Ein gleicher Stand des Endes der Grenzlinie beim Bestande von 7 Sternalrippen tritt nur bei *Cynomolgus* der Fig. 29 *d* auf;

3. hinter dem 6. Zwischenrippenraume (Fig. 40 *1* u. *2*). In beiden Fällen ist die Grenzlinie seitlich verschoben; sie schneidet auf Fig. 40 *2* die Knorpel der linken Rippen 1—7;

4. hinter der Sternalinsertion der 6. Rippe (Fig. 40 *4*). Dieser höchste Grad oraler Verschiebung der in der Nähe des Brustbeines gelegenen Endpunkte beim Menschen ist durch Schimpanse bei gleicher Anzahl sternaler Rippen überholt (Fig. 36 *b*). Das Ende der Sternallinie liegt hier hinter dem 5. Zwischenrippenraume.

Als weitere progressive Umgestaltungen fügen sich alle als »Herzabweichung« auftretenden, seitlichen Verschiebungen der linken Grenzlinie an. Sie haben schließlich den allmählichen Übergang der sternalen in die costale Grenzlinie zur Folge; fernerhin erzielen sie durch allmähliches Höhergreifen der lateralen Abweichung einen weiter oralwärts stattfindenden Übergang der Grenzlinie vom Brustbeine auf die Rippen. Der Übergang kann hinter der 5. Rippe (Fig. 39 *4*) oder hinter der 4. Rippe (Fig. 40 *5*) erfolgen. Dieser hohe Entwicklungszustand ist bei Schimpanse (Fig. 36 *c*) realisiert. Daran lassen sich die Fälle übermäßiger lateraler Verschiebung anreihen, wo die Grenzlinie schließlich in ganzer Ausdehnung seitlich vom Brustbeine sich einstellt (Fig. 39 *5*). Sie finden ihresgleichen nur noch unter den Anthropomorphen bei Gorilla und Orang.

Die »Herzabweichung« kann sich einstellen unter Wahrung der Lage des Endpunktes der linken Grenzlinie hinter dem Knorpel der 7. Rippe in der Nähe des Brustbeines (Fig. 40 *6*). Die Grenzlinie beschreibt in diesem Falle einen links konvexen Bogen.

Erfolgte durch seitliche Ausbiegung ein allmählicher Übergang in die costale Grenzlinie, so äußert sich die orale Verschiebung auch durch die Lage der letzteren hinter den Knorpelknochen-Grenzen niederer und höherer Rippen. Auf der Fig. 39 *4* wird der Knochen der 8., auf Fig. 40 *5* der der 7., auf Fig. 34 der Tandlerschen Arbeit der der 6. Rippe erreicht. Diese Befunde erinnern an die bei Anthropomorphen. Bei Gorilla der Fig. 37 *a* erreicht die Grenzlinie den Knochen der 8., bei Schimpanse der Fig. 36 *c* den der 7. und bei Gorilla der Fig. 37 *b* sowie bei Orang der Fig. 38 *b* den der 6. Rippe.

Die ursprünglicheren Befunde an der linken Grenzlinie beim Menschen deuten weit zurück auf Einrichtungen, wie sie bei niederen Affen bekannt geworden sind. Höher entwickelte Zustände stimmen

mit solchen bei *Hylobates syndactylus* überein. Die größten Umgestaltungen an ihr werden in gleicher Weise nur noch bei Anthropomorphen angetroffen. Bei ihnen sind aber auch weitere Fortschritte zu verzeichnen, welche an den Pleura-Säcken des Menschen bisher nicht beobachtet worden sind.

Die Darstellungen vom Verhalten der linken Grenzlinie, von verschiedenen Autoren gegeben, stellen je nur ein einzelnes Stadium der großen Reihe individueller Schwankungen dar. Dem genetischen Verhalten nach lassen sich die Angaben folgendermaßen aneinanderreihen: 1. nach Hamernik, 2. nach Aeby, 3. nach Weil, 4. nach Luschka.

Die primitiven Fälle an der linken Grenzlinie fallen mit einer tiefen, die progressiven mit einer oberflächlichen Herzlage zusammen. Letztere ist eine Errungenschaft der Anthropomorphen und des Menschen.

Wissenswert bleibt das Feststellen eines mittleren Verhaltens an der linken Grenzlinie bei den Anthropomorphen und beim Menschen.

Auch kennen wir nicht das Verhalten der Grenzlinien in denjenigen Fällen, in denen das menschliche Brustbein mit 9 oder nur mit 6 Rippen verbunden ist.

Die Ausdehnung der Pleura-Säcke über das Skelet des Brustkorbes hinaus ist bei Halbaffen und niederen Affen eine verhältnismäßig häufige Erscheinung. Ein gleiches gilt auch für *Hylobates*. Ein abdominales Pleura-Feld ist in 54 Fällen 37 mal bei ihnen gefunden worden, d. i. in 68 %. Es tritt bei Halbaffen fast regelmäßig, unter 14 Fällen 13 mal, d. i. in 93 % auf, bei niederen Affen unter 62 Fällen 14 mal, d. i. in 54 %, bei Hylobatiden in 14 Fällen 10 mal, d. i. in 71 %. Nur 7 mal unter 54 Fällen liegt eine orale Verschiebung über das Ende des Thorax vor, d. i. in 13 %.

Ein abdominales Feld ist bei Anthropoiden unter 14 Fällen niemals wahrgenommen worden.

Während also bei Halbaffen und niederen Affen die Reduction der vorderen Skeletwand einer oralen Verschiebung an den Pleura-Säcken vorausgeeilt ist, wird das Gegenteil für die Anthropomorphen festgestellt.

Der Mensch zeigt einerseits deutliche Anklänge an Halbaffen und niedere Affen, schließt sich anderseits an die Verhältnisse bei Anthropomorphen an, ohne sie jedoch zu erreichen. Er stellt sich zwischen beide. Dabei bleibt unentschieden, ob er nicht früher

einmal den außergewöhnlichen Grad des Baues der Anthropomorphen besessen, aber wieder aufgegeben habe.

Die Gesamtergebnisse, mögen sie sich bei reicherer Erfahrung auch etwas verschieben, bilden mit die Grundlage für eine Wertschätzung nicht nur des Brustkorbes, sondern des ganzen Rumpfes der Affen und des Menschen.

3. Costale Grenzlinien.

Ihre Höhenlagen sind das wichtigste Merkmal für eine morphologische Wertschätzung verschiedener Befunde. Sie lassen sich nach den Rippen bestimmen, deren Innenflächen von den Grenzlinien bestrichen werden. Eine andre Bestimmung für die Höhenlagen hinter den Knorpelteilen gleicher Rippen wird durch die Entfernung vom Übergange in die knöcherne Rippe ermöglicht. Die Grenzlinien können bis zur Knorpel-Knochen-Grenze einer gleichbezifferten Rippe, hinter deren Knorpel sie liegen, sich verschieben, ja selbst auf deren knöchernen Abschnitt heraufrücken. Auch in diesem Falle kann die veränderte Höhenlage durch die Entfernung von der Knorpel-Knochen-Grenze angegeben werden. Diese Bestimmung ist keine genaue, da die Grenze zwischen knorpeligem und knöchernem Abschnitte einer Rippe nicht ohne weiteres als eine feste, einer Verlagerung nicht unterworfene Stelle angesehen werden kann. Immerhin ist dieselbe bei auffallender Höhenverschiebung der costalen Grenzlinien maßgebend.

Die ventrale und dorsale Höhenlage der costalen Grenzlinien ist durch deren Übergang in die sternale sowie in die vertebrale Grenzlinie gekennzeichnet. Die betreffenden Stellen sind für die Primaten in den vorhergehenden Abschnitten besprochen worden. Ventral und dorsal findet demnach eine Verschiebung in oraler Richtung statt. Eine entsprechende Höhenverlagerung läßt sich auch am ganzen Umfange des Brustkorbes nachweisen; sie hält im großen und ganzen gleichen Schritt mit der ventralen und dorsalen Verschiebung. Diese Übereinstimmung berechtigt dazu, die Rangstellung der Befunde zueinander in gleicher Weise zu bestimmen, wie es für die aboralen Enden der sternalen und vertebralen Grenzlinien geschehen ist. Derjenige Zustand gilt immer als der indifferentere, in welchem die Grenzlinie in einander entsprechenden Ebenen weiter caudalwärts gelegene Rippen schneidet.

Bei Anthropomorphen und beim Menschen können die costalen Grenzlinien unmittelbar in die seitlich verschobenen sternalen über-

gehen. Die Grenze zwischen ihnen bleibt nur durch den verschiedenen Zusammenhang einerseits mit der Pleura diaphragmatica und der Pl. mediastinalis anderseits erhalten. Ist die Zahl der Rippen bei verschiedenen Formen eine geringe und gleiche, und findet trotzdem eine nennenswerte orale Verschiebung der costalen Grenzlinien statt, so ändert sich deren schräger, caudo-dorsalwärts gerichteter Verlauf in einen mehr queren um. Gleichzeitig entfernen sich die Grenzlinien mehr und mehr von den Knorpel-Knochen-Grenzen der Rippen, weiter auf Dorsalgebiete der Knochenspangen übergreifend.

Es liegen für alle Abteilungen der Primaten genauere Beobachtungen vor, welche die dargelegten, gesetzmäßigen Erscheinungen erläutern.

1. Halbaffen.

Nycticebus tardigradus (Fig. 14*a*, *b*, 41). Die Grenzlinie schlägt einen steilen, caudo-dorsalen Verlauf ein. Das Objekt *b* der Fig. 14 zeigt das ursprünglichere Verhalten. Die Grenzlinie liegt hinter dem Knorpel der 11. Rippe, durchzieht den 11. und 12. Zwischenrippenraum, schneidet die Knorpel-Knochen-Grenze der 13. und 14. Rippe, um dann vom Knochenteil der 15. Rippe quer zur Wirbelsäule zu gelangen. Am Objekte *a* der Fig. 14 und Fig. 41 ist die Grenzlinie beiderseits oralwärts verschoben. Sie durchquert den 10. Intercostalraum, schneidet bereits die Knorpel-Knochen-Grenze der 11. Rippe, dann die knöchernen Abschnitte der 12.—16. Rippe.

Peridictieus Potto (Fig. 15). Die Grenzlinie verläuft steil wie bei *Nycticebus b* (Fig. 14) hinter dem Knorpel der 11. Rippe, kreuzt den 11.—15. Intercostalraum, schneidet die 16. Rippe, von welcher sie zur Wirbelsäule gelangt.

Galago senegalensis (Fig. 17 und 42). Die Grenzlinie schneidet die freie Spitze der 10. Rippe, dringt in den 9. Zwischenrippenraum ein, liegt dann hinter dem Knorpel der 9. Rippe, durchzieht den 10. und 11. Raum zwischen den Knorpeln, um erst die 13. Rippe am knöchernen Abschnitte zu treffen und von hier quer zur Wirbelsäule zu gelangen.

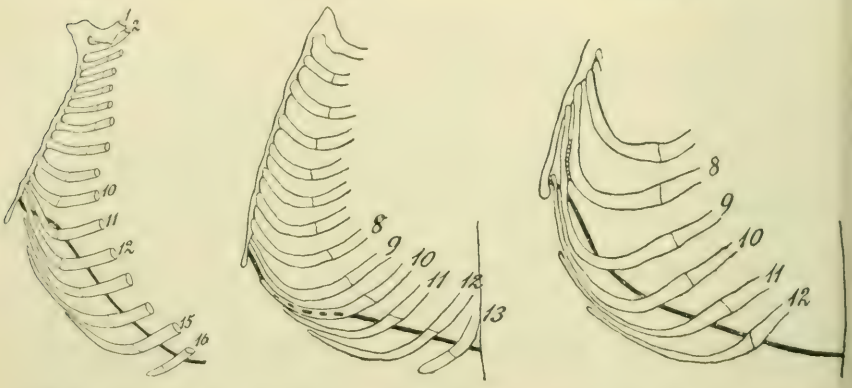
Im Vergleiche mit *Nycticebus* ist die Grenzlinie medio-ventral um 2 Segmente oralwärts verschoben. Bezüglich der Lage hinter der Knorpel-Knochen-Grenze ist *Galago* indifferent geblieben. Dorsal hat sich eine Verschiebung um etwa 2 Segmente eingestellt.

Chiromys (Fig. 16, 43). Die Grenzlinie liegt vorn 2 Segmente weiter oralwärts als bei *Peridictieus*; sie schneidet das freie

Knorpelende der 10. Rippe, gelangt in den 9. und dann in den 8. Intercostalraum, kreuzt die Knorpel der 9.—11. Rippe, um erst die 12. Rippe am Übergange in den knöchernen Abschnitt zu treffen. Von hier aus zieht sie quer zur Wirbelsäule, wobei sie trotz der Rückbildung tieferer Rippen den oralen Rand des 16. thoraco-lumbalen Wirbels erreicht, so daß im Dorsalgebiete keine wesentliche Verschiebung der costalen Grenzlinie im Vergleiche mit *Nycticebus* vorliegt. Der Höhenstand der Grenzlinie ist ein ursprünglicher geblieben, während das Skelet durch Rippenverluste sich sehr verändert hat.

Im Vergleiche mit *Galago* liegt ventral eine orale Verschiebung

Fig. 41. Fig. 42. Fig. 43.



Linke Seitenansichten der Brustkörbe mit dem Verlaufe der costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Nycticebus tardigradus* Fig. 41 (1 : 2); *Galago senegalensis* Fig. 42 (1 : 1); *Chiromys madagascariensis* Fig. 43 (1 : 2). Fig. 41 zeigt 11, Fig. 42 u. 43 zeigen je 9 Sternalrippen.

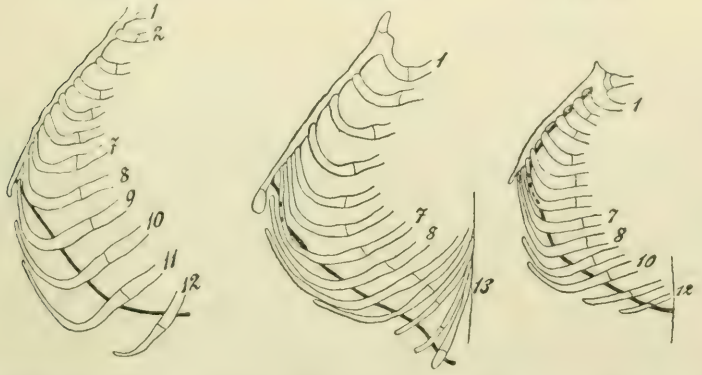
um 1 Segment vor, durch die Beziehung zum 8. Zwischenraume. Auch ist die Annäherung an die Knorpel-Knochen-Grenze einer höheren Rippe erreicht. Im Dorsalgebiete besteht bei *Chiromys* jedoch das ursprünglichere Verhalten.

Lemur (Fig. 18 u. 44). Die Grenzlinie ist im Vergleiche mit *Chiromys* medio-ventral um 1 Segment oralwärts verschoben. Sie schneidet das freie Ende der 9. Rippe. Dann tritt sie in den 8. Zwischenraum ein, liegt hinter der 8. Rippe und erreicht den 7. Raum. Sie schneidet den Knochenteil bereits an der 12. Rippe. Dorsal liegt eine geringe orale Verschiebung im Vergleiche mit *Galago* vor, indem die Grenzlinie den Vorderrand des 14. thoraco-lumbalen Wirbels erreicht. Bei *Galago* wird der 9., bei *Chiromys* der 8., bei *Lemur* der 7. Intercostalraum gekreuzt.

Tarsius (Fig. 19 u. 45). Die Grenzlinie ist medio-ventral im Vergleiche zu *Lemur* wiederum um mehr als 1 Segment oralwärts verschoben. Sie liegt oral von der freien Knorpelspitze der 8. Rippe, kreuzt den Knorpel der 7. Rippe und passiert den 6. Zwischenrippenraum. Lateral schneidet sie darauf die Knorpel der 7.—13. Rippe, verhält sich diesbezüglich indifferenter als *Lemur*. Auch dorsal trifft dies zu; denn die Grenzlinie erreicht die Wirbelsäule in der Mitte des 15. Wirbels, also $1^1/_2$ Segmente weiter caudalwärts als bei *Lemur*. So sind ventral Fortschritte, dorsal aber primitive Zustände zu verzeichnen.

Avahis (Fig. 20 u. 46). Rechterseits stimmt die Höhenlage im

Fig. 44. Fig. 45. Fig. 46.



Linke Seitenansichten der Brustkörbe mit dem Verlaufe der costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Lemur macaco* Fig. 44 (1 : 2); *Tarsius spectrum* Fig. 45 (1 : 1); *Avahis laniger* Fig. 46 (1 : 1). Fig. 44 u. 46 zeigen je 8, Fig. 45 zeigt 7 Sternalrippen.

wesentlichen mit *Tarsius* überein; auch hier wird der 6. Zwischenrippenraum von der Grenzlinie gekreuzt. Links ist aber neuerdings eine orale Verschiebung bemerkbar. Die Innenfläche der 6. Rippe nimmt die Grenzlinie auf. Sie kreuzt weiterhin die Knorpel der folgenden Rippen, erreicht die Nähe der Knochengrenze an der 12. Rippe. Im Dorsalgebiete ist die Grenzlinie unter den untersuchten Halbaffen am weitesten oral verschoben; sie erreicht von der 12. Rippe aus das Achsenskelet zwischen dem 13. und 14. thoracolumbalen Wirbel.

Die bei Halbaffen vollzogenen Verschiebungen der costalen Grenzlinien in oraler Richtung sind am Brustbeine und an der Wirbelsäule aus der Höhenlage zu den sternalen Rippen und Wirbeln

bestimmbar. Im Ventralgebiete der costalen Grenzlinien ist deren verschiedene Höhenlage durch den Intercostalraum anzugeben, welcher als weitest oral gelegener durch sie getroffen wird. Hiernach lassen sich die untersuchten Formen zu folgender natürlichen Reihe ordnen:

	Der weitest oral gelegene, von der costalen Grenzlinie gekreuzte Zwischenrippenraum
1. *Nyeticebus*	11.
2. *Peridicticus*	11.
3. *Galago*	9.
4. *Chiromys*	8.
5. *Lemur*	7.
6. *Tarsius*	6.
7. *Arahis*	6.

Die Formen reihen sich in fast gleicher Weise aneinander wie da, wo die Rangstellung nach der Verschiebung der Pleura-Säcke im Sternalgebiete erfolgte. Nur *Chiromys* und *Galago* wechseln die Stellung miteinander. Die orale Verschiebung der Pleura-Säcke hinter dem Sternum pflanzt sich naturgemäß auf das Nachbargebiet der costalen Grenzlinien fort.

Die Lage der Grenzlinien an den Knorpel-Knochen-Grenzen der Rippen scheint einem größeren Wechsel unterbreitet zu sein. Die nach ihr zu bemessenden Verschiebungen stimmten mit den am Brustbeine und in dessen Nähe herrschenden Vorgängen nicht immer überein. Eine vollkommene Gleichartigkeit der Rangstellungen, welche nach den Verschiebungen im sternalen und im vertebralen Gebiete sich ergeben, besteht ebenfalls nicht. Die geringen Wechsel in den natürlichen Reihen, welche je nach dem Verhalten im sternalen, costalen und vertebralen Grenzlinien-Gebiete aufgestellt worden sind, mögen als örtliche Ausgleiche variabler Ausdehnung der Pleura-Säcke sich eingestellt haben, welche durch die verschiedenartige Gestaltung des ganzen Brustkorbes bei den Halbaffen verursacht werden.

Abgesehen von den verschiedenen Graden der Verschiebungen der Pleura-Säcke im sternalen, costalen und vertebralen Gebiete ist ein gleichartiger Vorgang bei den Prosimiern doch in einem jeden nachweisbar. Die orale Verschiebung an den costalen Grenzlinien befindet sich wie die an den vertebralen und sternalen im Einklange mit der Verminderung thoraco-lumbaler Wirbel und sternaler Rippen.

In ihr spricht sich eine Verkürzung des thoracalen Rumpfabschnittes um Segmente aus. Eine derartige Verkürzung des Skeletes hat eine Verkürzung der Pleura-Säcke auch im costalen Gebiete zur Folge.

Die hochgradige Verlagerung der costalen Grenzlinien bei *Avahis* und *Tarsius* kommt der bei Anthropomorphen und beim Menschen gleich. Nahe verwandtschaftliche Beziehungen bedingen diese Zustände nicht; sie sind Ergebnisse parallel nebeneinander verlaufender Vorgänge. *Avahis* und *Tarsius* bewahren anderorts am Brustkorbe die primitive Organisation, die auch die tiefer stehenden Halbaffen besitzen. Die Anthropomorphen haben diese Einrichtungen überwunden.

Fig. 47.

Linke Seitenansicht des Brustkorbes mit der sterno-costalen Grenzlinie des Pleura-Sackes von *Ateles ater* 1 : 3/8. Das Brustbein ist mit 10 Rippen verbunden. Die sternale Grenzlinie geht in die costale unvermittelt über.

2. Niedere Affen (Fig. 47—52).

Es liegen Beobachtungen an *Ateles*, *Macacus*, *Papio* und *Semnopithecus* vor (Tanja). Wenige Befunde lassen im Vergleiche miteinander eine Verschiebung der costalen Grenzlinien in oraler Richtung erkennen. Diese Verschiebung tritt in verschiedenen Zeichen auf; sie ist sternal und vertebral ergiebig; sie fand ihre Besprechung bei der Bestimmung der aboralen Endpunkte der sternalen und vertebralen Grenzlinien.

Zur Seite des Brustbeines befindet sich der weitest oral gelegene, von der costalen Grenzlinie gekreuzte Zwischenrippenraum. Die Befunde reihen sich nach ihrer Ursprünglichkeit aneinander, wie die Tabelle zeigt.

	Der weitest oral gelegene Zwischenrippenraum, welchen die costale Grenzlinie kreuzt
Ateles	9.
Macacus sinicus	8.
- *radiatus*	8.
- -	7.
- *cynomolgus* . . .	7.
- - . . .	6.
Papio mormon	8.
- *sphinx*	7. l., 6. r.
Semnopithecus	5.

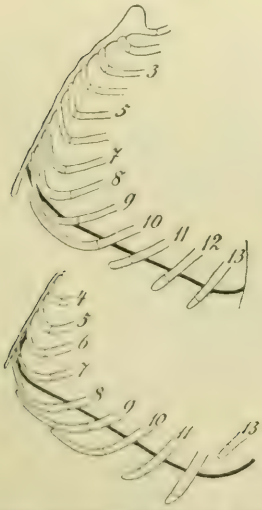
Im Gebiete der Knorpel sternaler Rippen verschiebt sich hiernach die costale Grenzlinie vom 9. (*Ateles*) bis zum 5. Intercostalraume (*Semnopithecus*), also um 4 Segmente. Individuelle Schwankungen halten sich in den Grenzen zweier Segmente.

Auch nach den Rippen, welche an den Knorpel-Knochen-Grenzen durch die costalen Grenzlinien gekreuzt werden, ist eine Verlagerung der Pleura-Säcke zu entnehmen. Die Befunde reihen sich, wie folgt, aneinander:

	Die von den Grenzlinien getroffenen Rippen: an der Knorpel-Knochen-Grenze	am knöchernen Abschnitte
1. *Ateles*	9.———13.	14.
2. *Macacus sinicus* . . .	9.—11.	—
3. - *radiatus* . . .	9.	10.—12.
4. - *cynomolgus* .	9.	10.—12.
5., 6	8.	9.—11.
7. *Papio mormon*	9.	10.———13.
8. - *sphinx*	8.	9.———12.
9. *Semnopithecus*	6.	7.——— 12.

Die Verschiebung vollzieht sich in den Grenzen von 3 Segmenten, also um 1 Segment weniger als die nach den Zwischenräumen bestimmbare.

Fig. 48 u. 49.



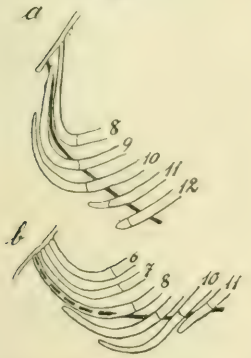
Linke Seitenansichten der Brustkörbe mit den costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Papio mormon* Fig. 48 u. *Papio sphinx* Fig. 49, 1 : 4. Fig. 48 zeigt 9, Fig. 49 8 sternale Rippen.

Während der knöcherne Abschnitt bei den Halbaffen im äußersten Falle erst an der 11. Rippe (*Nycticebus* Fig. 41) getroffen wird, so rückt die Grenzlinie hier meistens auf die 10. oder 9., bei *Semnopithecus* sogar auf die 7. Rippe empor. Nur bei *Ateles* erhält sich ein den Prosimiern meistens zukommendes Verhalten.

Die vier Beobachtungen bei *Macacus* bilden eine natürliche Reihe. Der Fall auf Fig. 50*a* führt das indifferentere Verhalten vor; die Grenzlinie schneidet die Spitze der 9. Rippe und grenzt ein abdominales Feld ab. Die 9. Rippe, hineinbezogen in das pleurale Gebiet, trägt darin noch ein Zeichen der früheren sternalen Natur. Fig. 51*b* vergegenwärtigt den fortgeschrittenen Zustand; die Grenz-

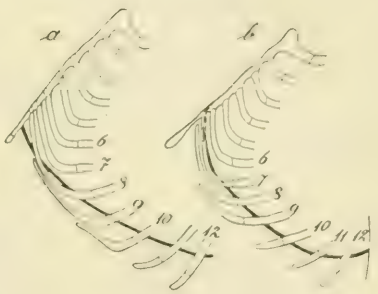
linie liegt hinter dem Knorpel der 7. Rippe und durchsetzt den 7. Intercostalraum. Die orale Verschiebung bei *Macacus* erfolgte

Fig. 50.



Linke Seitenansicht der Brustkörbe mit den costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von *a Macacus radiatus*, *b Macacus sinicus*, nach T. Tanja. 1 : 3/8. Das Brustbein ist je mit 8 Rippen verbunden. Die Grenzlinie schneidet bei *Radiatus* die Spitze der 9., bei *Sinicus* den Knorpel der 8. Rippe.

Fig. 51.



Linke Seitenansicht der Brustkörbe mit den costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke zweier Individuen von *Macacus cynomolgus*. Nach T. Tanja. 1 : 4. Bei *a* bestehen 8, bei *b* 7 sternale Rippen. Bei *a* besteht ein abdominales Feld des Pleura-Sackes; die Grenzlinie schneidet den 7., bei *b* den 6. Intercostalraum.

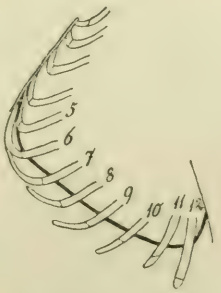
um 2 Segmente. *Papio mormon* der Fig. 48 verhält sich ursprünglicher als *Macacus; Papio sphinx* der Fig. 49 nimmt eine Zwischenstellung zwischen *Macacus a* und *b* der Fig. 51 ein.

Bei *Semnopithecus leucoprymn.* (Fig. 52) ist die Grenzlinie weiter oralwärts verschoben; sie schneidet den 5. Intercostalraum und den Knorpel der 5. Rippe.

Hylobates (Fig. 53—55). Der höchst oral gelegene Intercostalraum, durch welchen die Grenzlinie gelangt, kann der 8., 7. und 6. sein. Es wiederholen sich die bei *Macacus* und *Papio* bestehenden Verhältnisse.

Individuelle und beiderseitige Schwankungen halten sich in den Grenzen eines Segmentes. Die Befunde lassen sich, wie folgt, gruppieren:

Fig. 52.



Linke Seitenansicht des Brustkorbes mit costaler Grenzlinie des Pleura-Sackes von *Semnopithecus leucoprymnus*. 1 : 4. Das Brustbein ist mit 6 Rippen verbunden. Die Grenzlinie schneidet den Knorpel der 5. Rippe.

	Der weitest oral gelegene, von der Grenzlinie gekreuzte Zwischenrippenraum	
	rechts	links
Lar.	7.	8.
Agilis a.	7.	7.
- *b.*	6.	6.
Leucisc us	6.	6.
Syndactylus a. ♀	7.	7.
- *b.*	7.	6.
- *c.*	6.	6.

Fig. 53. Fig. 54.

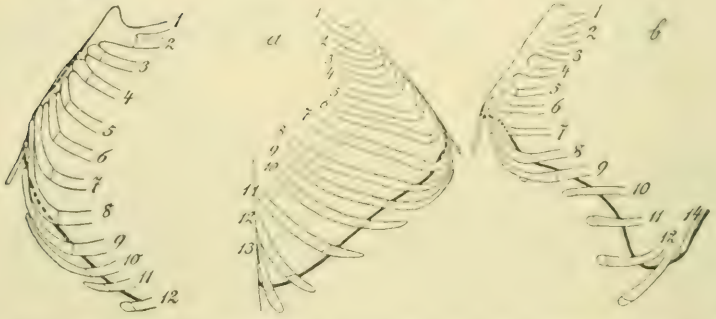


Fig. 53. Linke Seitenansicht des Brustkorbes mit costaler Grenzlinie des Pleura-Sackes von *Hylobates lar.* 1 : 3.

Fig. 54. *a* Rechte Seitenansicht des Brustkorbes mit costaler Grenzlinie von *Hylobates agilis.* 1 : 4; *b* Linke Ansicht von einem andern Exemplar (erwachs. Männchen). 1 : 4.

Es wiederholen sich Zustände, welche bei *Cynomolgus*, *Sphinx* und *Semnopithecus* angetroffen worden sind, indem die 8., 7. oder 6. Rippe an der Knorpel-Knochen-Grenze gekreuzt werden können. Bezüglich der Kreuzung der Knochenteile erhält sich Ursprünglicheres; die 11. Rippe kann die erste in Betracht kommende sein. Die Verschiebung vollzieht sich aber auch hier wie bei *Semnopithecus* bis zur 7. Rippe.

Die Befunde lassen sich zu folgender Reihe aneinanderfügen:

	Von den Grenzlinien getroffene Rippen: an der Knorpel-Knochen-Grenze	am knöchernen Abschnitte
1. *Hylobates agilis, a.* . .	8.—10.	13.
- - *b.* . .	8.	9.———13.
2. - *lar.*	8. 9.	10.——13.
3a. - *syndactylus* ♀	7.——10.	11.—13.
b. - - ♂	7.	8.———13.
c. - - ♀ *ad.*	6.	7.———13.

Bei *Agilis a* trifft die Grenzlinie, nachdem sie die 10. Rippe an der Knorpelgrenze erreicht hat, wieder auf die Knorpel der 11. und 12. Rippe.

Individuelle Schwankungen bei *Syndactylus* halten sich bezüglich der Knorpelgrenze innerhalb eines Segmentes, bezüglich des Knochenteiles innerhalb 4 Segmente.

Semnopithecus und *Hylobates syndactylus c* stimmen überein und entfernen sich am weitesten vom Ausgangspunkte.

Eine Verlagerung der costalen Grenzlinien in oraler Richtung

Fig. 55.

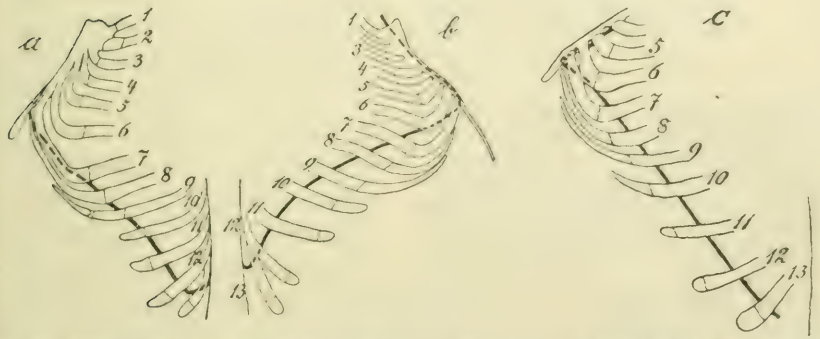


Fig. 55. Seitenansichten der Brustkörbe mit costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von *Hylobates syndactylus*. *a* linke Ansicht von einem Weibchen 1 : 3, *b* rechte Ansicht von einem Männchen 1 : 4, *c* linke Ansicht von einem Weibchen 1 : 2.

findet bei niederen Affen und *Hylobates* statt; sie vollzieht sich aber nicht unaufhaltsam gleichmäßig. Individuelle Schwankungen durchbrechen den gesetzmäßigen Vorgang. Konvergenzerscheinungen stellen sich ein, indem innerhalb einer Gattung (*Macacus*, *Hylobates*) der Prozeß in einer gewissen Breite sich selbständig abspielt.

3. Anthropomorphae.

Schimpanse (Fig. 56*a*, *b*). Der von der costalen Grenzlinie am weitesten oral gelegene Zwischenrippenraum ist bei drei Objekten je der fünfte. Dieser Zustand ist beiderseits an den Objekten *b* und *c*, links bei *a* festgestellt worden. Eine gleich starke Verschiebung besteht nur bei *Semnopithecus*. Bei allen Hylobatiden liegen ursprünglichere Verhältnisse vor.

Die Kreuzungsstelle der Knorpelgrenzen durch die Grenzlinie unterliegt beiderseits Schwankungen. Am Objekte *a* wird links die 9., am Objekte *b* beiderseits die 7., bei *c* links die 7. (8.) und rechts die 6. Rippe geschnitten.

Die Kreuzungsstellen an den knöchernen Teilen der Rippen entfernen sich mehr und mehr und schließlich sehr ansehnlich von den Knorpelgrenzen. Die 10. bis 13. Rippe ist bei *a*, die 8.—13. bei *b*, die 8. (7.—13.) linke und die 7.—13. rechte Rippe ist bei *c* am Knochen durch die costale Grenzlinie gekreuzt.

Fig. 56.

Linke Seitenansichten der Brustkörbe von zwei Schimpanse mit dem Verlaufe der costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke. 1 : 4. *a* Männchen. *b* Weibchen. Die Grenzlinie liegt bei *b* weiter oralwärts als bei *a*; sie schneidet hier die Knorpelknochen-Grenze der 8., dort die der 7. Rippen und ragt bei *b* in den 5. Intercostalraum hinein.

Der ursprüngliche Zustand bei *a* stimmt überein mit den Befunden bei *Macacus radiatus et cynomolgus* und *Papio mormon*; der differentere bei *b* und *c*, wo die Knorpelgrenze der 7. Rippe geschnitten wird, ist bei *Hylobates syndactylus b* beobachtet worden. Das differente Verhalten, in welchem die Knorpelgrenze der 6. Rippe gekreuzt wird, ist bei *Semnopithecus* und bei *Syndactylus c* ausgebildet. Schimpanse hat also *Semnopithecus* und *Syndactylus* in der oralen Verschiebung der Grenzlinien nicht überholt; aber der differente Zustand ist bei ihm doch der häufigere geworden.

Gorilla (Fig. 57 *a*, *b*). Der am weitesten oral gelegene, von der Grenzlinie gekreuzte Zwischenrippenraum ist am Objekte *a* beiderseits der 6. Am Objekte *b* wird die Grenzlinie rechts am oberen Rande der 6. Rippe, gerade noch in den 5. Intercostalraum hineinreichend, gefunden. Links ist dieser durch die stark seitlich verschobene sterno-costale Grenzlinie durchzogen.

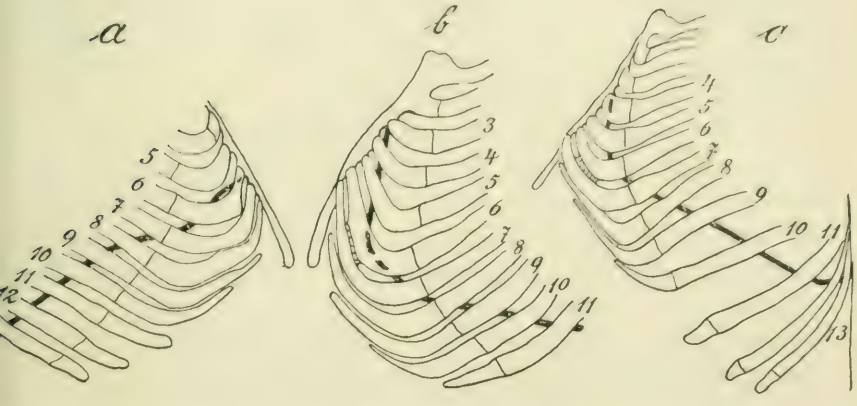
Die individuellen Schwankungen der Verschiebungen betragen die Höhe eines Segmentes. Der fortschrittliche Zustand (Fig. 57 *b*) stimmt mit dem regelmäßigen von Schimpanse überein, welcher in diesem Punkte eine höhere Stellung einnimmt.

Die Knorpel-Knochen-Grenze wird am Objekte *a* links an der 8., rechts an der 7. Rippe gekreuzt. Das Objekt *b* zeigt auch hier eine orale Verlagerung der Grenzlinie, indem links die 7. und 6., rechts die 6. Rippe geschnitten werden.

Die knöchernen Teile der 7., 8. oder 9.—13. Rippe werden in caudaler Richtung in rasch zunehmender Entfernung von den Knorpelgrenzen gekreuzt. Diese Entfernung erscheint hier beträcht-

licher als bei Schimpanse. Im Verlaufe zur Wirbelsäule nimmt die Grenzlinie eine fast quere Lage ein. Diese Eigenschaft ist auf Fig. *b* links und Fig. *c* sehr ausgeprägt.

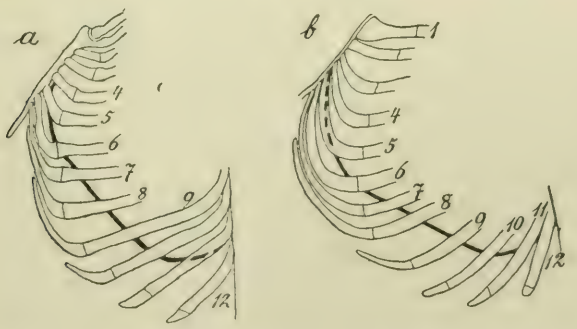
Fig. 57.



Seitenansichten der Brustkörbe mit der costalen Grenzlinie der Pleura-Säcke von Gorilla. 1 : 3. *a* rechte Seitenansicht eines jungen weiblichen Tieres; *b* linke Seitenansicht eines jungen weiblichen Tieres; *c* linke Seitenansicht eines jungen männlichen Tieres. Die Grenzlinie schneidet die Knorpelgrenze bei *b* zwischen 7. und 8. Rippe, bei *a* die der 7. Rippe, bei *c* die zwei Grenzen zwischen 7. und 6. Rippe. Das Objekt *a* besitzt rechts 8 und links 7 sternale Rippen. Bei *c* bestehen 7 sternale Rippen.

Orang (Fig. 58 *a*, *b*). Die costalen Grenzlinien sind bei zwei Tieren beiderseits gleich gelagert; sie gehen beim Objekte *b* in die sternalen Linien unvermittelt über, während am Objekt *a* die Abgrenzung erhalten ist.

Fig. 58.



Linke Seitenansichten der Brustkörbe mit costalen Grenzlinien der Pleura-Säcke von Orang. 1 : 4. *a* junges Männchen; *b* nach T. Tanja. Das Brustbein ist je mit 7 Rippen verbunden. Die Grenzlinie ist bei *a* nur um ein wenig indifferenter als wie bei *b*; sie schneidet die Knorpelgrenze der Rippe. 6.

Bei beiden Tieren ist die costale Grenzlinie rechts und links bis in den 5. Intercostalraum verlagert. Orang stimmt diesbezüglich mit Schimpanse überein. Gorilla steht etwas tiefer.

Die Grenzlinie schneidet regelmäßig die Knorpelgrenze der 6. Rippe. Orang hat hierin die höchste Stufe erreicht, welche durch Gorilla und Schimpanse nur ausnahmsweise, durch Schimpanse in fünf Fällen (rechts und links) einmal, durch Gorilla in vier Fällen zweimal eingenommen wird.

Die Grenzlinien entfernen sich an der 7.—12. Rippe rasch und sehr erheblich von der Knorpelgrenze. An der 11. Rippe biegt sie leicht gebogen dorsalwärts um und folgt ihr eine größere Strecke weit, um erst spät die 12. Rippe zu erreichen. Die weitest aboral gelegene Stelle der costalen Grenzlinie trifft bei beiden Objekten seitlich auf den 10. Intercostalraum.

Die bei den sieben untersuchten Anthropomorphen bekannt gewordenen Befunde lassen sich folgendermaßen ordnen:

	Verlauf der costalen Grenzlinien:					
	am weitest oral gelegenen Zwischenrippenraum		an der Knorpel-Knochen-Grenze der Rippen		am Knochenteile der Rippen	
	rechts	links	rechts	links	rechts	links
1. Schimpanse *a*. . .	5.	5.	—	9.	—	10.—13.
- *b*. . .	5.	5.	7.	7.	—	8.——13.
- *c*. . .	5.	5.	6.	8. 7.	—	8.(7.)—13.
2. Gorilla *a*.	6.	6.	7.	8.(7.)	8.—13.	9.——13.
- *b*.	5.	6. 5.	6.	7. 6.	7.——13.	7. (8.)—13.
3. Orang *a*.	5.	5.	6.	6.	7.—12.	
- *b*.	5.	5.	6.	6.	7.—11.	

4. Mensch.

Aus T. Tanjas Beobachtungen an 42 Individuen lassen sich für die Lage der Grenzlinien an den knorpeligen und knöchernen Abschnitten der Rippen einige Tatsachen von Bedeutung entnehmen.

Bei vier Embryonen und einem Neugeborenen werden alle in das Gebiet der costalen Grenzlinien entfallenden Rippen an deren Knorpelstücken geschnitten. Bei einem Neugeborenen erreicht die grenzlinie die Knorpelgrenze der 11. Rippe; sie schneidet auch die 12. Rippe an dieser Grenze. Die Grenzlinie erreicht die Knorpel-Grenze der 10. und 11. Rippe bei einem 6 Wochen alten Knaben; sie schneidet bei einem Neugeborenen und einem 4monatigen Knaben die Knorpelgrenze der 10. Rippe, liegt hinter den Knorpelgrenzen der 8.—12. Rippe bei einem 5tägigen Mädchen, hinter den Grenzen der 8.—11. Rippe bei einem Neugeborenen und einem

4wöchigen Knaben. Sie erreicht die Knorpelgrenze der 9. Rippe bei zwei Neugeborenen. Dreimal werden die Knorpelgrenzen der 8. und 9. Rippe geschnitten, und zwar bei zwei Neugeborenen und einem 9tägigen Kinde.

Eine weitere orale Verschiebung auf die Knorpelgrenze der 8. Rippe stellt sich dreimal rechtsseitig bei einem 3-, 9- und 18monatigen Kinde ein. Auf der linken Körperseite bleibt die 9. Rippe an der Knorpelgrenze geschnitten.

Diese indifferenteren Befunde sind auf 20 Fälle der untersuchten 42 verteilt. Das ursprünglichste Verhalten, in welchem nur die Knorpelstücke geschnitten werden, findet sich bei Embryonen und einem Neugeborenen. Die allmählich differenter sich gestaltenden Zustände treffen auf Individuen meistens aus dem 1. Monate, einmal je aus dem 3., 4., 9. und 18. Monate zu.

Die übrigen 22 Fälle beziehen sich auf Individuen verschiedensten Alters. Unter ihnen finden sich drei Neugeborene und drei Objekte aus dem 1. Lebensjahre. 16 Individuen sind älter; das jüngste ist 2, das älteste 76 Jahre alt. Unter diesen 22 Fällen wird 13mal die Knorpelgrenze der 8. Rippe geschnitten, 6mal die der 7. Rippe, einmal die der 7. und 6. Rippe, einmal links die der 7., rechts die der 6. Rippe, und einmal die Knorpelgrenze der 6. Rippe. Letzterer Fall liegt bei einer 57jährigen vor.

Die Knorpelteile aller von den costalen Grenzlinien bestrichenen Rippen werden bei Embryonen von 12,5—20 cm Scheitel-Steiß-Länge gekreuzt, ebenso bei einem ausgetragenen Fötus. Die Grenzlinie rückt bei Individuen aus dem 1. Lebensjahre an die Knorpelgrenzen der Rippen heran und erreicht von der 12. Rippe an allmählich die 8. Rippe an der Grenze. Dieser progressive Zustand kann bereits beim Neugeborenen vorliegen. Bei Individuen, älter als 18 Monate, ist die Grenzlinie stets bis an die Knorpelgrenze der 8. Rippe heraufgerückt; sie kann die Grenze der 7. und in seltenen Fällen die der 6. Rippe erreichen. Beim Neugeborenen ist die 7. Rippe einmal bereits erreicht worden.

Die costalen Grenzlinien verschieben sich demnach während der Entwicklung in oraler Richtung. Die Exkursionen sind sogar sehr beträchtliche, am bedeutsamsten im 1. Lebensjahre. Später wird am häufigsten die 8. Rippe an der Knorpelgrenze gekreuzt (33%), seltener die 7. Rippe (16%) und nur ausnahmsweise die 6. Rippe. Bei erwachsenen Individuen wird die 9. Rippe an der Knorpelgrenze nie mehr getroffen; sie ist weiter oralwärts verschoben.

Die knöchernen Abschnitte der Rippen werden bei Embryonen von der Grenzlinie der Pleura-Säcke nicht gekreuzt. Erst nach der Geburt rückt sie auf den Knochen der 12. und allmählich bis zur 8. Rippe hinauf, zuweilen auf den der 7. Rippe.

Die auffallenden gegenseitigen Verschiebungen der Grenzlinien gegenüber den Knorpelgrenzen der Rippen kann auf zwei verschiedene Arten zustande kommen, entweder durch die Verlagerung der Knorpelgrenzen der Rippen in medio-ventraler oder durch die Verschiebung der Grenzlinien in cranio-dorsaler Richtung. Es ist nicht zu entscheiden, welcher Modus den Ausschlag gibt.

Immerhin kann der embryonale und jugendliche Zustand verglichen werden mit tierischen Befunden. Übereinstimmungen bestehen insofern, als die Grenzlinien bei niederen Säugetieren sehr häufig auf die knöchernen Abschnitte der Rippen gar nicht übergreifen. Dasselbe gilt für die Halbaffen. Bei niederen Affen tritt die Grenzlinie in der Regel erst auf die Knochenteile tieferer Rippen über, was selbst bei Hylobatiden wiederkehrt.

Das beim Menschen am häufigsten realisierte Verhalten, in welchem die 9. Rippe die erste, am knöchernen Abschnitte gekreuzte ist, ist auch bei *Cynomolgus*, *Sphinx* und *Hylobates agilis* bekannt geworden. Für die niederen Affen darf er aber als hochstehend betrachtet werden. Die Anthropomorphen haben diesen Zustand in der Regel überholt.

Der Zustand, in welchem die Grenzlinie den Knochenteil der 8. Rippe schneidet, wird bei jungen Personen angetroffen, scheint aber bei erwachsenen häufiger zu bestehen. Bei *Hylobates syndactylus juv.* ist er ebenfalls beobachtet worden.

Nur ganz selten wird die 7. Rippe am Knochenteile gekreuzt. Diese Erscheinung ist beim 11jährigen Mädchen und zweimal im höheren Alter bekannt geworden. Sie findet ihresgleichen unter den niederen Affen nur bei *Semnopitheeus* und bei *Syndactylus* (ad. ♀), bei den Anthropomorphen beim Schimpanse (Fig. 36 rechts, Amst. ♂), Gorilla (Amst. ♀ Fig. 57) und zwei Exemplaren von Orang (Fig. 58).

Das ursprünglichere Verhalten beim Menschen deckt sich mit dem gewöhnlichen bei niederen Affen und mit dem rechts oder links zuweilen bei Anthropomorphen angetroffenen. Der weiter abgeänderte Zustand, wie er beim Menschen in der Lage der Grenzlinie hinter der Knorpelgrenze der 7. Rippe seltener besteht, erscheint bei niederen Affen selten, bei Anthropoiden öfter. Die weitest orale Verlagerung der Grenzlinien bis zum Knochenteile der 7. Rippe ist für

den Menschen eine Seltenheit. Sie ist bei *Semnopithecus* und einmal bei *Syndactylus* (ad. ♀) beobachtet worden: sie tritt beim Schimpanse und Gorilla in die Erscheinung und scheint beim Orang zur Regel geworden zu sein.

Anthropomorphe haben in dem letzten Punkte den Menschen überholt.

Die costale Grenzlinie läßt zuweilen die 12. Rippe größtenteils oder gänzlich unberührt. Dieser hohe Grad der Verlagerung in oraler Richtung, wodurch die 12. Rippe außerhalb des Cavum pleurae fällt, ist bei der »vertebralen« Grenzlinie erörtert worden. Auch dieser progressive Zustand wurde nur beim Orang wieder angetroffen. Er ist für den Menschen keine Alterserscheinung, da er bereits bei einem 5monatigen Mädchen, dann aber bei Erwachsenen vorkommt.

Die Schwankungen im Gebiete der costalen Grenzlinien beim Menschen sind groß. Anders lautende Angaben hierüber, nach denen die Grenzlinien recht unveränderlich seien (vgl. Pansch), sind zu berichtigen.

Der weitest oral gelegene, von der Grenzlinie gekreuzte Intercostalraum kann der 7., 6. und sogar der 5. sein. Aus der Arbeit Tanjas habe ich aus Angaben über 37 Leichenbefunde 71 Fälle rechts- und linksseitiger Grenzlinien zusammenstellen können und an ihnen gefunden, daß der 7. Intercostalraum 31mal, der 6. 34mal und der 5. Raum nur 6mal von der Grenzlinie bestrichen worden ist. In 48% ist demnach der 6., in 43,6% der 7. und in 8,4% der 5. Zwischenrippenraum gekreuzt. Der 7. Raum war rechts 17-, links 14mal geschnitten, der 6. Raum jederseits 17mal, der 5. Raum rechts nur 2-, links hingegen 4mal. Die linke Körperseite scheint hiernach in der oralen Verlagerung gegen die rechte etwas bevorzugt zu sein.

Um den etwaigen Einfluß des Alters auf den Höhenstand festzustellen, reicht das vorliegende Material nicht aus. Bei 4 Embryonen wurde die Grenzlinie gleich oft im 7. und im 6. Intercostalraume gefunden. Hingegen bestrich sie bei 8 Neugeborenen 11mal den 7. und nur 5mal den 6. Raum. Im hohen Alter kann der 7. Raum, im 3. Monate bereits der 5. von der Grenzlinie bestrichen werden.

Der Mensch nimmt bezüglich der gekreuzten Intercostalräume eine niedrigere Stufe als die Anthropomorphen ein, bei welchen der 6. Raum nur in 14,3% (Gorilla), der 5. aber in 85,7% der von der Grenzlinie durchzogene ist (Schimpanse, Gorilla, Orang). Eine nähere Anknüpfung an die Hylobatiden läßt sich hier feststellen. Bei ihnen ist der 7. Raum in 43% (43,6% beim Menschen), der 6. Raum in 50% (beim Menschen 48%) der gekreuzte. Der primitive Zustand,

in welchem der 8. Raum von der Grenzlinie als weitest oraler durchzogen ist, findet sich bei *Hylobates* in 7 %; er ist beim Menschen nicht beobachtet worden. Dieser hat aber einen Fortschritt gegenüber *Hylobates* zu verzeichnen, indem der 5. Raum in 8,4 % bei ihm getroffen ist, bei *Hylobates* aber niemals.

Das für statistische Aufnahmen in Betracht kommende Material ist in der folgenden Tabelle niedergelegt.

	Alter, Geschlecht	Der weitest oral gelegene, von der costalen Grenzlinie getroffene Intercostalraum: rechts	links
1.	Fötus, 12,5 cm . .	7.	7.
2.	- 20 - . .	7.	7.
3.	Neugeboren ♀ . .	7.	7.
4.	- ♂ . .	7.	7.
5.	-	7.	7.
6.	-	7.	7.
7.	6 Wochen ♂ . . .	7.	7.
8.	4 Monate ♂ . . .	7.	—
9.	18 - ♂ . . .	7.	7.
10.	Erwachsen	7.	7.
11.	55 Jahr ♂	7.	7.
12.	76 - ♀	7.	—
13.	Neugeboren ♀ . .	7.	6.
14.	-	7.	6.
15.	9 Tage ♀	7.	6.
16.	17 Jahr ♂	7.	6.
17.	Neugeboren ♂ . .	6.	7.
18.	10 Tage ♀	6.	7.
19.	3 Monate ♀ . . .	6.	7.
20.	19 Jahr ♂	6.	7.
21.	Fötus, 20 cm . . .	6.	6.
22.	9 Monate	6.	6.
23.	Neugeboren ♀ . .	6.	6.
24.	5 Monate ♀ . . .	6.	6.
25.	9 - ♂ . . .	6.	6.
26.	2 Jahr	6.	6.
27.	2 - ♀	6.	6.
28.	8 - ♂	6.	6.
29.	16 - ♀	6.	6.
30.	62 - ♂	—	6.
31.	66 - ♂	6.	6.
32.	69 - ♀	6.	6.
33.	3 Monate ♀ . . .	6.	5.
34.	46 Jahr ♂	6.	5.
35.	11 - ♀	5.	5.
36.	57 - ♀	5.	5.—4.

Tiefster Stand der costalen Grenzlinien.

Er fällt beim Menschen in der lateralen Thoraxgegend mit der 10. (nach Pansch) oder 9. Rippe (nach Luschka) zusammen. Von diesen Rippen aus steigt die Grenzlinie vertebral- und cranialwärts, entsprechend der Schrägstellung der 11. und 12. Rippe, an, wodurch der größte Tiefstand nicht mit der letzten Rippe zusammenfallen kann.

Orang. Er fällt an der lateralen Thoraxwand zwischen 10. und 11. Rippe (Fig. 58 *b*), in der Höhe der 11. Rippe bei *a*.

Gorilla. Der tiefste Stand fällt seitlich am Brustkorbe in den Raum zwischen 11. und 12. Rippe (Fig. 57 *c*).

Schimpanse. Gleiches wie bei Gorilla trifft für Fig. 56 *a* zu. Der tiefste Stand fällt mit der 12. Rippe zusammen beim Objekte *b*.

Syndactylus. Bei *a* der Fig. 55 liegt der tiefste Stand seitlich zwischen 12. u. 13. Rippe, bei *b* und *c* in der Höhe der 13. Rippe.

Agilis wiederholt bei *b* der Fig. 54 den Befund von *Syndactylus a*, bei *a* den von *Syndactylus b* und *c*.

Es liegt hier eine geschlossene Reihe anatomischer Befunde vor, welche bei *Hylobates*, den Anthropomorphen und beim Menschen aufgenommen worden sind. *Hylobates* beginnt die Reihe; es schließen sich an Schimpanse, Gorilla und Orang. Der Mensch beschließt die Reihe.

Der tiefste Stand der costalen Grenzlinie liegt bei niederen Affen und namentlich bei Halbaffen weiter vertebralwärts. Das ist ohne weiteres verständlich für alle Fälle mit großer subcostaler Ausdehnung der Pleura-Höhle (*Ateles*, *Chiromys*, *Nycticebus*).

Vergleicht man nun die indifferenteren Befunde von *Hylobates* mit den hochstehenden von Orang und vom Menschen (vgl. Fig. 54, 55 mit 55 *a*, *b*), so fällt auf, daß der tiefste Stand in sehr ausgesprochener Weise sich nach vorn verschoben hat. Diese Erscheinung muß auch an der Form der Lungen zum Ausdrucke kommen.

4. Mediastinale Grenzlinien.

Sie liegen am Übergange der Pleura diaphragmatica in die Pleura mediastinalis. Vorn fügen sich die sternalen und costalen, hinten die vertebralen und costalen Grenzlinien an sie an. Sie verbinden also die unteren Enden der vertebralen und sternalen Grenzlinien in sagittaler Richtung miteinander.

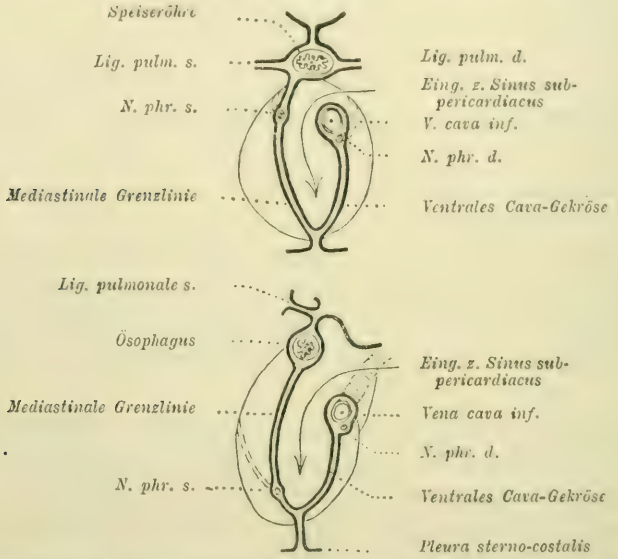
Die Speiseröhre ist zwischen beide Grenzlinien eingelassen. Sie trennt sie sowie das gesamte paarige Mittelfell in einen dor-

salen und einen vertebralen Abschnitt. Der dorsale, zwischen Speiseröhre und Wirbelsäule ausgedehnte Teil der Grenzlinien gehört einem Mesoösophageum dorsale, der ventrale zwischen Speiseröhre und vorderer Thoraxwand gelegene Abschnitt fällt einem Mesoösophageum ventrale zu.

Ein Ligamentum pulmonale geht von einer jeden Grenzlinie zur Seite oder hinter dem Ösophagus aus. Als Doppellamelle gelangt es zur Lunge.

Die untere Hohlader gelangt nach der Durchbohrung des

Fig. 59 u. 60.



Verlauf der mediastinalen Pleura-Grenzlinien von *Nycticebus* (Fig. 59) und *Chiromys* (Fig. 60). 4 : 5 und 1 : 2. Um auch die Lage des Herzens zur Anschauung zu bringen, sind die Grenzlinien nach der Loslösung der Brustorgane vom Zwerchfelle in der Ansicht von unten her aufgenommen worden.

Zwerchfells in den Raum zwischen die Pleurae mediastinales und in ihm aufwärts bis zum Herzen. Die Lage der Hohlvene rechts und hinten sowie die Ausbildung eines medialen Lappens der rechten Lunge bedingen die engere Beziehung der Hohlader zur rechten Pleura mediastinalis. Der mediale Lungenlappen schiebt sich zwischen Herzbeutel und Zwerchfell als Lobus subpericardiacus ein. Seine Lage caudalwärts vom Herzen gab ihm auch den Namen eines »infracardialen« Lappens (Keibel 1888), sein unpaares Auftreten den eines Lobus impar s. azygos. Er verursacht eine Ausbuchtung der rechten Pleura-Höhle nach links. Die Buchtung empfängt als Sinus subpericardiacus durch die steil gestellten pfeilartigen Speise-

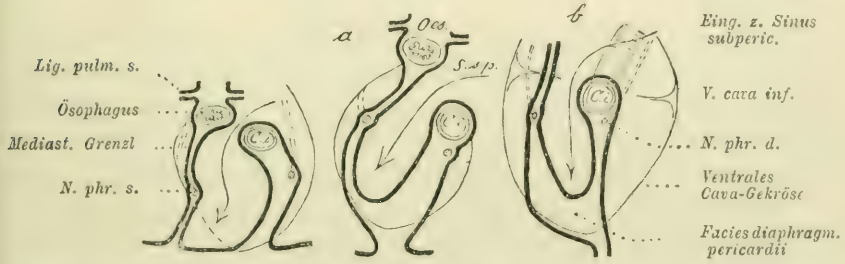
röhre und Hohlader eine scharf begrenzte Eingangspforte, an deren Begrenzung Herzbeutel und Zwerchfell sich auch beteiligen.

Die Bucht erhält durch die rechte Pleura mediastinalis eine Auskleidung.

An den Grenzlinien kommen die Verhältnisse der Wandungen der subpericardialen Ausbuchtung für den medialen Lappen der rechten Lunge zum vollen Ausdrucke.

Die untere Hohlader, nach rechts und hinten vom vertebralen Mesoösophageum entfernt, hat die rechte Pleura mediastinale von ihm aus zu einem Doppelblatte umgestaltet. Es begrenzt von der Hohlader bis zum Übergange in das sagittale, rechte mediastinale Blatt den Sinus subpericardiacus rechts und vorn.

Fig. 61. Fig. 62.



Verlauf der mediastinalen Grenzlinien von *Macacus nemestrinus* (Fig. 61) 1 : 2 und *Macacus cynomolgus* (Fig. 62 *a* u. b) 4 : 5 und 2 : 3. Aufnahme von unten her, nach Loslösung der Brustorgane vom Zwerchfelle. Die auf Fig. 59 u. 60 bezeichneten Teile kommen hier wieder zur Darstellung.

Die beiden Nervi phrenici sind beim Betreten des Zwerchfelles zwischen beiden mediastinalen Grenzlinien zu finden. Der rechte Nerv liegt neben der Hohlader. Er ist in die Blätter der durch die letztere ausgezogenen Duplikatur eingelagert. Aufwärts folgt er der Hohlader bis zum Herzen und lagert dann unter der Pleura pericardiaca.

Der linke Nerv lagert vor dem Ösophagus zwischen den Blättern des Mesoösophageum ventrale. Die Größe der Entfernung von der Speiseröhre nach vorn schwankt.

Der geschilderte Zustand ist der für niedere Säugetiere maßgebende. Er hat sich bei den Halbaffen unverändert erhalten; er wird der Ausgangspunkt für die Verhältnisse bei Simiern. In diesem Primitivzustande sind beide Lungen zwischen Herz und Zwerchfell nur durch mediastinale Pleura-Blätter getrennt. Der Lobus sub-

pericardiacus diktiert dabei die Besonderheiten der Lagerung der Teile zueinander.

Niedere Affen können das Verhalten der Halbaffen in allen wesentlichen Punkten wieder hervortreten lassen.

Erste Umwandlungen treten bei ihnen im Auseinanderweichen der Blätter der Duplikatur zwischen Hohlader und vorderer Thoraxwand auf (Fig. 61). Die Blätter haben sich von der Hohlvene bis zur Thoraxwand gleichmäßig voneinander entfernt bei *Macacus nemestrinus*. Das Mesoösophageum ventrale besteht als geschlossenes Doppelblatt wie bei Prosimiern.

Die Entfernung der cavo-sternalen Blätter ist bei *Macacus cynomolgus* ventralwärts weiter auseinander gewichen als in der Cava-Nähe. Die Entfernung der pleuralen Blätter hat sich auf den vorderen Abschnitt des Mesoösophageum ventrale ausgedehnt. (Fig. 62 *a*).

Dieses Verhalten trifft mit der Verkleinerung des Sinus subpericardiacus, der Volumsverminderung des Lobus subpericardiacus zusammen. Gleichzeitig findet eine Annäherung der Herzspitze gegen das Zwerchfell statt, so daß das pleurafreie Feld am Herzbeutel der dem Zwerchfelle genäherten Fläche entspricht.

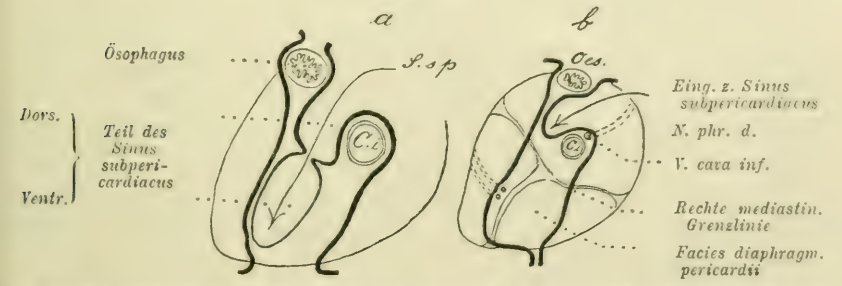
Ein weiterer Fortschritt ist bei einem andern *Cynomolgus* zu verzeichnen (Fig. 62 *b*). Die pleuralen Blätter sind in der Gegend der Herzspitze sowohl am cavo-sternalen Doppelblatte als auch am Mesoösophageum ventrale auseinander gewichen. Die Herzspitze ist dem Zwerchfelle genähert. Die subpericardiale Bucht ist weniger geräumig, was aus dem Verlaufe des rechten Pleura-Blattes als Wandung der Bucht aus der Abbildung sich ergibt.

Ein neuer Vorstoß in der Umwandlung ist bei *Hylobates* zu verzeichnen (Fig. 63 *a*, *b*). Bei *Syndactylus a* ist der Sinus subpericardiacus in zwei Abschnitte geschieden. Ein vorderer Abschnitt besteht als ein horizontaler Spaltraum, welcher den subpericardialen Lungenlappen nicht mehr aufnimmt. Er steht durch eine enge Öffnung mit einer hinteren Buchtung im Verbande. Diese hintere Bucht ist vom stark verkümmerten Lappen der rechten Lunge ausgefüllt. Er drängt sich in typischer Weise zwischen Speiseröhre und Hohlvene in die Bucht ein. Ein breites pleurafreies Feld dehnt sich von der Hohlvene bis zur Herzspitze aus; es läßt am Herzbeutel eine Zwerchfellfläche hervortreten. Hinter dem Brustbeine sind beide mediastinalen Pleura-Blätter weit auseinandergerückt.

Syndactylus b der Fig. 63 hat den vorderen, spaltartigen Raum

des Sinus subpericardiacus eingebüßt. Es besteht nur noch der hintere Abschnitt, welcher zwischen Ösophagus und Cava inferior beginnt, sich nur wenig weit ventralwärts ausdehnt, in der Nähe der Vorhöfe verbleibt. Am Herzbeutel hat sich ein breites, pleurafreies, mit dem Zwerchfell verbundenes Feld eingestellt. Es ist links vom linken Blatte des Mesoösophageum ventrale, rechts vom rechten Blatte des ursprünglichen cavo-sternalen Doppelblattes, hinten von der sehr verkürzten Wand der subpericardialen Bucht begrenzt. Es entspricht der ursprünglichen Ausdehnung des Sinus subpericardiacus, welcher durch die Verschmelzung von Herzbeutel und Zwerchfell dorsalwärts bis zur Hohlvene verdrängt worden ist. Rechtes und linkes Blatt beider, den Sinus subpericardiacus ur-

Fig. 63.



Mediastinale Grenzlinie in unterer Ansicht nach Loslösung der Brustorgane vom Zwerchfelle. *Hylobates syndactylus*. *a* 4 : 5; *b* 2 : 3. Der *Sinus subpericardiacus* ist bei *a* in einen ventralen und dorsalen Abschnitt geschieden. Der ventrale Abschnitt ist zur Spalte rückgebildet. Die Lunge hat sich aus ihm zurückgezogen. Dieser Sinus-Abschnitt fehlt bei *b*. Die *Facies diaphragmatica pericardii* hat an Ausdehnung gewonnen.

sprünglich begrenzender Pleura-Duplikaturen, haben ihre Lagerung bewahrt. Sie verbinden sich mit Herzbeutel und Zwerchfell an etwa gleichen Stellen, wie es bei Halbaffen und *Macacus* der Fall ist.

Der Tatbestand der Fig. 63 *a* läßt die Annahme zu, daß die Rückbildung des Sinus subpericardiacus auch durch Verlötung von pleuralen Wandungsstrecken erfolgen kann.

Die rechte mediastinale Grenzlinie zeigt sich hier um ein sehr bedeutendes vereinfacht, indem sie nicht mehr behufs Umwandung eines großen Sinus subpericardiacus zwischen Ösophagus und Cava inferior weit ventralwärts ausgezogen ist und nicht mehr Anteil nimmt an der Bildung sowohl eines ursprünglichen Mesoösophageum ventrale als auch einer cava-sternalen Duplikatur.

Von einem primitiven Mesoösophageum ventrale hat sich nur

vor dem Ösophagus eine kleine Strecke erhalten, deren Größe durch die der subpericardialen Bucht gegeben ist.

Die Beobachtungen an den *Syndactylus*-Exemplaren sind von grundlegender Bedeutung. Der Fall *a* knüpft sich an das Verhalten von *Macacus* an. Der Fall *b* leitet über zu den Anthropomorphen.

Hylobates leuciscus. Die Verwachsung von Herzbeutel und Zwerchfell ist nach Bischoff (1870, S. 269) eine beschränkte.

Hylobates stellt sich bezüglich des Lobus subpericardiacus, des Sinus subpericardiacus, der Annäherung des Herzbeutels an das Zwerchfell, der Vereinfachung der rechten mediastinalen Grenzlinie zwischen niedere und menschenähnliche Affen.

Anthropomorphe Affen stimmen untereinander überein in der vollendeten Rückbildung des subpericardialen Lungenlappens und dem Fehlen eines Sinus subpericardiacus.

Der Herzbeutel ist bei ihnen in größerer oder größter Ausdehnung und inniger als wie bei *Hylobates* mit dem Zwerchfelle verbunden. Diesbezüglich nimmt Schimpanse die niederste, Gorilla die höchste Rangstufe ein. Orang stellt sich zwischen beide. Es handelt sich um eine Entwicklungsreihe, in welcher die Umwandlungen an den mediastinalen Grenzlinien ebenfalls im fortschreitenden Sinne zum Ausdrucke kommen und in denkbar einfachster Weise sich schließlich verhalten.

Die Stelle des Einganges in eine hier verlustig gegangene subpericardiale Bucht ist bei Schimpanse (Fig. 64) und Orang (Fig. 65) erhalten. Sie wird vor dem rechten Lungenbande als Einsenkung der Pleura mediastinalis zwischen Ösophagus und Cava inferior beim Orang gefunden, an gleicher Stelle beim Schimpanse, jedoch unter weiterer Entfernung der Einsenkung vom Ösophagus. Von einem gänzlichen Verschwinden des Sinus subpericardiacus beim Schimpanse und Orang kann füglich nicht die Rede sein (s. Tanja, S. 152). Wohl hat Gorilla alle Zeichen eines Sinus subpericardiacus an der rechten mediastinalen Grenzlinie eingebüßt. Mit der Rückbildung der subpericardialen Bucht zur einfachen Nische ist der Hohlvene eine Annäherung an den Ösophagus gewährt. Sie ist tatsächlich vollzogen.

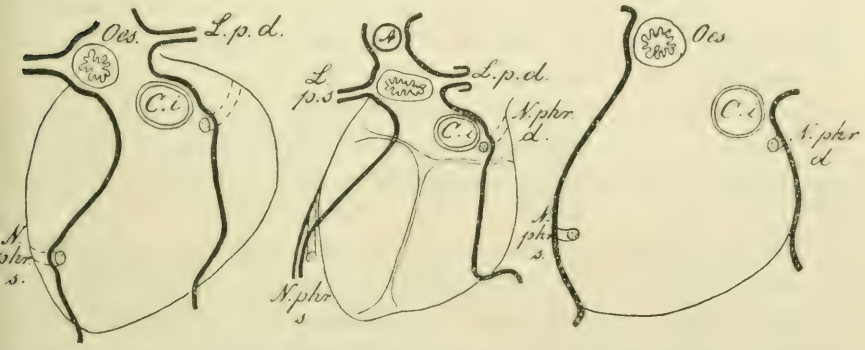
Individuelle Schwankungen werden vielleicht ähnlich wie bei *Hylobates syndactylus* bemerkenswerte Rückschläge oder Weiterbildungen bei Schimpanse und Orang zutage fördern, während ähnliches für Gorilla mit so ausgesprochen progressiven Merkmalen nicht zu erwarten ist.

Durch die Ausschaltung der subpericardialen Bucht schlägt die

rechte mediastinale Grenzlinie einen einfacheren Verlauf ein. Sie ist dorso-ventral gerichtet. Vor dem Ligamentum pulmonale bildet sie in letzter Andeutung die links gewendete Ausbuchtung bei Schimpanse und Orang und erreicht dann die hintere Cava-Wand. Sie bekleidet darauf auch die rechte Wand der Hohlvene und vor ihr den rechten Nervus phrenicus. Beim Gorilla ist sie nur noch mit der rechten Wand der Cava inferior in Berührung geblieben, überzieht aber auch den rechten Nervus phrenicus. Vor der Cava inferior erreicht die Grenzlinie ungefähr nach sagittaler Verlaufsrichtung die vordere Thorax-Wand.

Beide mediastinalen Pleura-Blätter sind bis herab zu den Grenz-

Fig. 64. Fig. 65. Fig. 66.



Mediastinale Grenzlinien der Pleura-Säcke der Anthropomorphen. Untere Ansicht auf die vom Zwerchfelle abgelösten Brustorgane. Fig. 64 Schimpanse; Fig. 65 Orang; Fig. 66 Gorilla. Der *Sinus subpericardiacus* ist bei Schimpanse und Orang andeutungsweise vor dem *Lig. pulmonale* als Bucht erhalten, bei Gorilla gänzlich verschwunden. Die *Facies diaphragmatica pericardii* nimmt von Fig. 64 bis Fig. 66 an Breite erheblich zu, unter gleichzeitiger Vergrößerung der Berührungsflächen des Herzens mit der vorderen Thoraxwandung.

linien weit auseinandergewichen. Die Entfernung erfolgt dorsal bereits in der Gegend von Ösophagus und Cava inferior; sie vergrößert sich ventralwärts. Dadurch kommt ein breites pleurafreies Feld am Herzbeutel zustande. Er ist an diesem Felde mit dem Zwerchfelle innigst verwachsen. Auf diese Weise prägt sich an ihm eine Facies diaphragmatica pericardii aus. Die Fläche ist abgeplattet. Die Abplattung pflanzte sich auf die entsprechende Oberfläche des Herzens fort.

Der Grad der Verwachsung von Herzbeutel und Zwerchfell ist bei den Anthropomorphen verschieden. Er bedingt die Unterschiede im Verlaufe der mediastinalen Grenzlinien, indem sie verschieden weit nach dem Verwachsungsgrade sich voneinander entfernen und dadurch die Zwerchfell-Fläche des Herzbeutels in all-

seitiger Ausdehnung beeinflussen. Schimpanse der Fig. 64 zeigt ein schmales pleurafreies Feld des Herzbeutels vor der Cava inferior; es verbreitert sich gegen die Herzspitze ein wenig. Orang der Fig. 65 besitzt eine ventralwärts stark verbreiterte Verwachsungsfläche. Die Zwerchfellfläche des Herzbeutels hat an Ausdehnung gewonnen. Die mediastinalen Grenzlinien nähern sich den von unten sichtbaren Konturlinien des Herzens. Beim Gorilla der Fig. 66 sind die Grenzlinien so weit auseinandergewichen, daß sie mit den seitlichen Konturlinien des Herzens zusammenfallen. Dementsprechend ist der Herzbeutel in ganzer Breite mit dem Zwerchfell verschmolzen; es ist das äußerste Maß der Verwachsungsmöglichkeit hier erreicht.

Die mediastinalen Pleura-Blätter zeigen bei den Anthropomorphen nirgends mehr die ursprüngliche Berührung. Die einfache Doppelblattbildung ist überall durch das Auseinanderweichen der Pleura-Blätter aufgehoben worden.

Die Verwachsung von Herzbeutel und Zwerchfell trat bei einem Gorilla-Fötus in einer quer elliptischen Fläche zutage. Der quere Durchmesser verhielt sich zum sagittalen etwa wie 4 : 3. (Deniker 1886, S. 193).

Ausgedehnte Verwachsungen in Breite und Tiefe sind beim Gorilla durch Bischoff (1870, S. 43) und Eisler (1890, S. 3) festgestellt worden. Broca (1877) nahm für Gorilla einen gleichen Verwachsungsgrad an, wie er beim Menschen bestände.

Die Übergangsstellen der mediastinalen in die sternalen und costalen Grenzlinien haben ebenfalls eine sehr wesentliche Veränderung erfahren. Die beiderseitigen Stellen liegen bei Schimpanse am nächsten zusammen; sie entfernen sich bei Orang weiter voneinander und haben bei Gorilla den höchsten Grad gegenseitiger Entfernung erreicht. Die Herzspitze und ein großer Teil der ventricularen Pericardflächen bleiben frei vom pleuralen Überzuge.

Ein andres, hiermit zusammenhängendes Symptom beruht in der Annäherung des Herzens an die vordere Wand des Brustkorbes. Diese Annäherung ist bei Schimpanse im geringsten, bei Gorilla im höchsten Grade verwirklicht.

Das Gesamtbild, vom Auseinanderweichen der sternalen Grenzlinien bei den Anthropomorphen entworfen (s. S. 59—67), deckt sich mit den Erscheinungen im ventralen Gebiete der mediastinalen Grenzlinien.

Auf Grund der bisher bekannt gewordenen Tatsachen darf ausgesagt werden, daß niedere Affen die Organisation, wie sie bei Halb-

affen besteht, übernommen und bewahrt haben, daß bei ihnen aber bereits eine Trennung der mediastinalen Pleura-Blätter bis zu den mediastinalen Grenzlinien sich einstellt, daß dadurch die Ausdehnung des Sinus subpericardiacus, sowie des ihn füllenden subpericardialen Lappens der rechten Lunge sich mindert. Fernerhin ergibt sich, daß bei *Hylobates* die Rückbildung des Sinus subpericardiacus sich vollzieht, und im unmittelbaren Verbande hiermit die Entfernung der mediastinalen Grenzlinien im Bereiche des Herzens sich erheblich vergrößert. Die Tatsachen lehren, daß im Anschlusse an den Bauplan von *Hylobates* die Anthropomorphen eine ganz neue Anordnung der Grenzlinien erworben haben.

Die Nebenerscheinungen lehren auf das bestimmteste, daß die Führung bei diesen gewaltigen Umformungen der sich stets steigernden Verwachsung des Herzbeutels mit dem Zwerchfelle sowie der vorderen Wand des Brustkorbes zugesprochen werden muß. Die Umwandlungen des Brustkorbes bei den Primaten können als direkte Ursachen für diese Verwachsung verantwortlich gemacht werden.

Mensch. Die mediastinalen Grenzlinien verhalten sich ähnlich wie bei Anthropomorphen, stimmen mehr mit der einen oder der andern Form unter ihnen überein. Genauere Untersuchungen hierüber stehen noch aus. Der Verlauf der rechten Grenzlinien ist ein nahezu sagittaler; die linke Grenzlinie ist durch die Linkslage des Herzens nach der linken Seite verschoben. Die Einfachheit der Anordnung ist wie bei den Anthropomorphen eine Sekundärerscheinung. Man kennt die Überbleibsel eines Lobus subpericardiacus beim Menschen in vielen Abstufungen, so daß in seiner Stammesgeschichte auch ein Sinus subpericardiacus vorhanden gewesen sein muß.

Die Anthropomorphen haben sich bezüglich des gesamten, tief eingreifenden Erscheinungskomplexes, welcher die Lage des Herzens, das Fehlen des subpericardialen Lungenlappens und die Anordnung der mediastinalen Grenzlinien in sich faßt, einerseits weit von den niederen Affen entfernt. Sie schließen sich andrerseits eng an den Menschen an. Was Gorilla betrifft, so hat er den Menschen in manchem, so in der Annäherung des Herzens an die vordere Thoraxwand, sogar überholt.

Die ausgiebige Verwachsung des Herzbeutels mit Zwerchfell und vorderen Wand des Brustkorbes, wie sie ausschließlich den Anthropomorphen und dem Menschen zueigen ist, fällt mit der Tatsache zusammen, daß der Brustkorb dieser Wesen an Höhe und an

Tiefe gerade da erheblich Einbuße erlitten hat, wo das Herz in ihm eingelagert ist. Dasselbe muß auf diese Weise an die benachbarten Wandungen näher herangedrängt worden sein. Der Umwandlungsvorgang am Brustkorbe darf daher für die genannten Verwachsungen in allererster Linie verantwortlich gemacht werden. Nur soweit, als die aufrechte Körperhaltung diese Umbildung des Thorax bei den Anthropomorphen bedingt, kann sie mit als Ursache für die Verschmelzung des Herzens mit den Wandungen ausgegeben werden. Der aufrechte Gang des Menschen kann unmöglich die Verwachsungen und die mit ihnen einhergehenden, eigenartigen Anordnungen der mediastinalen Grenzlinien eingeleitet haben. Gegen eine derartige Annahme spricht die Tatsache des Bestehens der gesamten Erscheinungsreihe bei den Anthropomorphen. Bei ihnen sowie beim Menschen kommen die Folgezustände des veränderten Thorax an den mediastinalen Grenzlinien am deutlichsten zum Ausdrucke; sie offenbarten sich in eindeutiger Weise an den sternalen, blieben aber auch nicht aus an den vertebralen und costalen Grenzlinien. Es ist ja auch nur naturgemäß, daß die Art der Bergung des Inhaltes, d. i. des Herzens und der Lungen, durch die Gestaltung des Bergenden, d. i. des Brustkorbes, bedingt sein muß.

Das Bestreben, alle Anthropomorphen auch in ihrem anatomischen Bau enger an die niederen Affen als an den Menschen anzureihen, leidet auf dem besprochenen Gebiete Schiffbruch. Tatsachen bleiben auch hier bindender als die Wünsche, für den Menschen eine Sonderstellung zu retten. Es gibt nur wenige Beispiele von so beweisender Kraft für die Annahme, daß die Anthropomorphen menschliche Einrichtungen nicht nur erreichen, sondern auch überflügeln können. Damit ist die hohe Bedeutung des hier zusammenfassend behandelten Themas gekennzeichnet. Die Angabe von Panscu (1884, S. 157), daß die feste Verwachsung von Herzbeutel und Zwerchfell nur dem Menschen zukomme und ihn von den anthropomorphen Affen unterscheide, beruht auf einem großen Irrtume.

Um die Ergebnisse einer Kontrolle unterbreiten und ausbauen zu können, sollte das in die Hände der Anatomen gelangende kostbare Anthropomorphen-Material Verwertung finden. Seit etwa 17 Jahren ist zu dem Bekannten nichts wesentlich Neues hinzugefügt worden, abgesehen von den hier eingefügten wenigen neuen, eigenen Beobachtungen.

Literaturverzeichnis.

Bischoff, Th. L. W. Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus und zu einer vergleichenden Anatomie der Muskeln der Affen und des Menschen. Abhandl. der II. Classe der Königl. Akademie der Wissenschaften. X. Bd. III. Abt. München. 1870.

Braune, W, Topographisch-anatomischer Atlas nach Durchschnitten an gefrornen Leichen. Leipzig. 1887.

Broca, P. L'ordre des Primates, parallèle de l'homme et des singes. Mém. d'Anthropologie de Broca. T. III. 1877.

Deniker. Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Poitiers. 1886.

Eisler, P. Das Gefäß- und peripherische Nervensystem des Gorilla. Halle. 1890.

Hamernik, J. Die Grundzüge der Physiologie und Pathologie des Herzbeutels in: »Das Herz und seine Bewegung.« Prag. 1864.

Henke. Zur Anatomie des Kindesalters. Gerhardts Handbuch der Kinderkrankheiten. 1. Bd.

Keibel, Franz. Netzbeutelbildung in der Brusthöhle. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888. S. 234—237.

Luschka. Die Brustorgane des Menschen in ihrer Lage. Tübingen. 1857.

—— Über das Lagerungsverhältnis der vorderen Mittelfelle. Virchows Archiv, 1858. 15. Bd. S. 364.

Pansch. Über die unteren und oberen Pleura-Grenzen. Arch. f. Anatomie. 1881.

—— Anatomische Vorlesungen. Berlin. 1884.

Rüdinger. Topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen.

Ruge, G. Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien; herausgegeb. von Dr. Max Weber. Bd. I. 2. Heft. 1890. Leyden.

—— Der Verkürzungsproceß am Rumpfe von Halbaffen. Morpholog. Jahrb. 18. Bd. 1892.

—— Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden. Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes. Morpholog. Jahrb. 19. Bd. 1892.

Sick, C. Einige Untersuchungen über den Verlauf der Pleura-Blätter am Sternum Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1885. S. 324—343.

Symington. The topographical Anatomy of the child. Edinburgh. C. S. Livingstone. 1887.

Tanja, T. Über die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und bei einigen Säugetieren. Morpholog. Jahrb. 17. Bd. 1891.

Weil. Handbuch und Atlas der topographischen Perkussion.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Grenzen der Pleura-Säcke 1
1. Vertebrale Grenzlinien 5
2. Sternale Grenzlinien 35
3. Costale Grenzlinien 80
4. Mediastinale Grenzlinien 97
Morphologische Bedeutung der Grenzlinien 2
1. Vertebrale Grenzlinie 5
Oberes Ende. — Unteres Ende 6
a. Halbaffen 6
b. Affen 8
1. Platyrrhina 9
2. Katarrhina 10
3. Anthropomorphae 14
c. Mensch 18
Infracostales Feld der Pleura-Säcke 22
Rückschlüsse aus den Befunden an der Pleura auf nähere oder entferntere Stammesverwandtschaft 27
Wechselbeziehung zwischen tiefstem Stande der vertebralen Pleura-Grenzlinie und der Zahl von Rippen 29
Wechselbeziehung zwischen tiefstem Stande der vertebralen Grenzlinie und der Zahl präsacraler Wirbel 29
Ursachen der Störungen in der Wechselbeziehung zwischen Verminderung präsacraler Wirbel und Verlagerung der Pleura-Säcke in cranialer Richtung 30
Längenverhältnis zwischen pleuraler und peritonealer Strecke des thoraco-lumbalen Abhchnittes der Wirbelsäule 32
2. Sternale Grenzlinien 35
a. Prosimiae 38
b. Simiae 45
1. Platyrrhina 49
2. Katarrhina 50
Papio 50
Macacus 52
Hylobates 55
3. Anthropomorphae 59
Schimpanse 60
Gorilla 63
Orang 65
c. Mensch 67
α. Berührung beider sternaler Grenzlinien 68
Linksverlagerung 70
Rechtsverlagerung. Häufigkeit. Ursachen 70
Aborale Ausdehnung 71

Seite

β. Auseinanderweichen beider sternaler Grenzlinien in ganzer Ausdehnung 71
γ. Durch die Herzlage bedingte Linksabweichung der linken Grenzlinie 73
δ. Höhenstand der aboralen Endpunkte der sternalen Grenzlinien 74
3. Costale Grenzlinien 80
1. Halbaffen 81
2. Niedere Affen 85
Hylobates 87
3. Anthropomorphae 89
Schimpanse. Gorilla. Orang . . . . . 89—91
4. Mensch 92
Tiefster Stand der costalen Grenzlinien 97
4. Mediastinale Grenzlinien 97
Halbaffen 98
Niedere Affen, *Hylobates* 99
Anthropomorphae 102
Mensch 105

Bearbeitung fand, namentlich in bezug auf die Ausbildung einer Fossula vermiana und auf die Abdrücke der großen Venensinus. Daß aber auch an andern Stellen des Craniums die venösen Blutwege unter Umständen das Innenrelief stark beeinflussen können, scheint weniger bekannt zu sein.

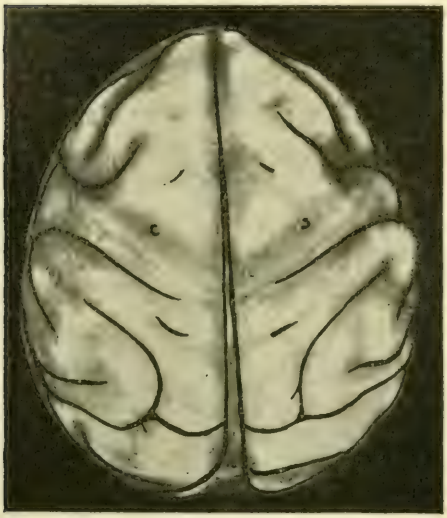
Bei Gelegenheit der Konservierung von Gehirnen, welche von frisch eingegangenen Affen verschiedenster Arten stammten, konnte ich im Laufe der letzten Jahre einige nicht uninteressante Beobachtungen machen, über die ich hier in Kürze berichten möchte. Sie betreffen das Innenrelief und den strukturellen Aufbau des Schädeldaches.

Bekanntlich hat Fr. W. Müller die Durchleuchtung des Schädels als geeignete Methode zur Untersuchung des Windungsreliefs am Schädel eingeführt, und wenn man auch mit Schwalbe (1908) die spezielle Handhabungsweise derselben für nicht ganz einwandfrei halten mag, so ist sie doch keineswegs ganz verwerflich. Ich selbst hatte schon, ehe Müllers Publikation erschien, einen ähnlichen Weg eingeschlagen, zu dem ich durch die Beobachtungen an frischen Schädelcalotten gedrängt worden war. Die in unserm Institut eingehenden toten Primaten werden jeweils sofort mit 2%iger wässriger Formalinlösung in das Arteriensystem injiziert, worauf dann ca. 24 Stunden später die Herausnahme des Gehirns angeschlossen wird[1]. Bei der Wegnahme des Schädeldaches zeigte sich nun, namentlich bei den kleineren Arten bzw. bei jüngeren Individuen größerer Species, bei denen die Sagittalkämme noch nicht stark ausgebildet erscheinen, ungemein auffallende Farbdifferenzen, sobald die frische Schädelcalotte gegen das Licht gehalten wurde. Die bluthaltigen, also diploëführenden Partien erschienen leuchtend rot gefärbt, dazwischen aber zeigten sich helle Flecken und Straßen, welche das Licht weißlich durchschimmern ließen. Es konnte kein Zweifel bestehen, daß an diesen Stellen keine Diploë zwischen der Lamina ossea externa und der Lamina vitrea bestand. Am Rande der helleren Felder erschienen anfangs spärlich, dann reichlicher an der Grenze gegen den roten Grund hin feine rötliche Linien und Netze, die ihrerseits, nur in sehr viel stärkerer Ausbildung,

[1] Ich habe vereinzelt auch das Gehirn vor jeglicher Injektion exenteriert, die Durchleuchtungsbilder am Schädeldach waren in solchen Fällen bisweilen ebenso schön wie in den andern, nicht selten aber waren die Markräume auffallend blaß und blutleer. Offenbar wird bei der vorgängigen Injektion eine Stauung und damit eine Füllung der Markräume hervorgerufen.

auch die dunklen, roten Felder und Straßen ausmachten, wobei zwischen ihnen kleine weißliche Pünktchen und Linien nachweisbar waren. Diese natürlichen Durchleuchtungsbilder[1], von denen ich auf Taf. I in den Fig. 1—3 einige in photographischer Wiedergabe abbilde, geben also ein getreues Bild der Spongiosierung der Knochen des Schädeldaches, und — weil die großen hellen Stellen, wie wohl ohne weiteres verständlich, den Abdrücken der Windungen des Gehirnes entsprechen, — bis zu einem gewissen Grade auch des Windungsreliefs an der Innenfläche des Schädels. Die dunklen Linien mit dem reichen Diploëgehalt aber entsprechen den Sulci und Fissuren. Daß diese Auffassung richtig ist, bestätigt sofort die Abnahme eines Gipsausgusses der Schädelcalotte und sein Vergleich mit dem Durchleuchtungsbild, bestätigt auch die Besichtigung des herausgenommenen Gehirnes und seines oberen Windungsreliefs. Die Durchleuchtungsbilder lassen denn meistens auch den Wechsel des Windungsreliefs bei verschiedenen Arten und selbst individuelle Besonderheiten unschwer erkennen. Freilich sind, und das lehrt der Vergleich der Fig. 1—3 (Taf. I) miteinander, die diploëfreien Zonen keineswegs immer gleich deutlich und gleich ausgedehnt vorhanden, es bestehen hier individuelle und vielleicht auch Altersdifferenzen. Während Fig. 1 die Sulci am Frontal- und Parietallappen sozusagen lückenlos erkennen läßt, wie ein Vergleich mit Textfig. 1 sofort zeigt, ist in Fig. 2 das Windungsrelief in der Parietalzone schon schwerer erkenntlich, indem hier die Diploë-

Fig. 1.



Durchleuchtungsbild des Schädeldaches von *Semnopithecus cephalopterus* Nr. 628 (identisch mit Tafelfig. 1) mit Eintragung der Sulci des Gehirnes, wie sie durch photographische Aufnahme des letzteren sich darbieten.

[1] Eine Anzahl meiner Präparate habe ich in Kaiserlingscher Lösung konserviert und der Sammlung des anatomischen Instituts einverleibt. Im großen ganzen behalten sie das Aussehen, das sie in frischem Zustande hatten, und haben nur wenig Farbe verloren.

struktur auch an Stellen, die Sulci entsprechen, schwach oder gar nicht ausgebildet ist, und andrerseits ist in Fig. 3 von einem *Cercopithecus* nur im Spitzenteil der Frontalzone noch eine Andeutung der Windungen erkennbar. Trotzdem war an den Gipsausgüssen auch im zweiten und dritten Fall das innere Windungsrelief fast überall kenntlich, am wenigsten deutlich allerdings bei dem *Cercopithecus*, ausgeprägt. Aus dem Fehlen von Windungsbildern im Durchleuchtungsbild kann also nicht unbedingt auf das Fehlen eines inneren Windungsreliefs geschlossen werden. Die Durchleuchtungsbilder zeigen überall dort, wo Windungsabdrücke als helle Flecken sichtbar sind, eine Anordnung der feinen Diploëräume derart, daß diese im großen ganzen nahezu senkrecht auf die Windungen, bzw. wo Dellen an der Gehirnoberfläche sich finden, ungefähr radiär zu diesen gestellt sind (Taf. I Fig. 1 u. 2[1]), wenn aber, wie in Fig. 3, eigentliche Windungsflecken nicht ausgeprägt erscheinen, ist auch von einer topographischen Beziehung zwischen Spongiosabälkchen respektive Diploëkanälchen und dem Gehirnrelief keine Rede. Etwas stärker gestaltet ist die Wandung des Schädeldaches fast regelmäßig entsprechend den Nahtstellen, das zeigen die Fig. 1—3, wie eine Anzahl andrer Aufnahmen, die ich hier nicht abgebildet habe, und es fällt dabei immer ein nahezu paralleler Verlauf des Sulcus centralis und der nur wenig rostral davon gelegenen Coronarnaht auf, die bei den Cercopitheciden Konstanz zu haben scheint. Bei den Cebiden ist sie nicht vorhanden, indem hier der Sulcus centralis weiter nach hinten, d. h. occipitaler von ihr gelegen ist und unter anderm Winkel gegen die Sagittalnaht zieht, als die in der Mitte oft fast spitzwinklig gebrochene Sutura coronalis. Die Windungsflecken und die Diploëstraßen entsprechend den Gehirnfurchen sind aber auch hier sehr auffallend ausgesprochen und fehlen auch bei Halbaffen nicht, wie mir Beobachtungen an Lemuren zeigten. Auffallend schwach sind diese Bilder bei Anthropomorphen, wo auch das innere Windungsrelief am Schädeldach kaum angedeutet ist. Bei einem jüngeren, weiblichen Schimpanse fand ich nur leichte grubenartige Vertiefungen, die einen Lobulus parietalis superior und solche, die eine obere Stirnwindung andeuteten.

---

[1] Anm. bei der Korrektur. Diese Details sind leider bei der Reproduktion meiner Photographien auf Taf. I nicht ganz so schön herausgekommen, als sie in den Originalen sichtbar sind. Immerhin lassen namentlich einzelne Stellen in Fig. 2 (speziell bei den Abdrücken der an den Sulcus interparietalis angrenzenden Gyri) die senkrechte Orientierung der Diploëkanälchen zum Windungsverlauf mit Deutlichkeit erkennen.

Diese Beobachtungen, so anspruchslos sie auch erscheinen mögen, sind wohl geeignet, ein Licht auf die Frage der Osteogenese des Schädels zu werfen. Es ist seit langem bekannt und insbesondere von Ecker (1878) betont worden, daß einer tiefen Impressio digitata eine Verdünnung des Schädeldaches an dieser Stelle entspreche, ebenso bekannt ist — und vor allem hat Schwalbe (1902 und 1904) darauf hingewiesen —, daß nur selten einer solchen Stelle am Schädeldach eine deutliche äußere Windungsprotuberanz entspricht, jedenfalls liegen die Verhältnisse ganz anders als in der Temporalregion. Äußere Protuberanzen am Schädeldache sind bei Affen nicht ganz selten, doch sind sie in der Regel nicht auf Windungsabdrücke, sondern meist auf die keineswegs seltenen Residuen geheilter Schädelfrakturen[1] zu beziehen, wovon ich mich bei meinen Beobachtungen mehrfach überzeugen konnte. Daß freilich gelegentlich auch am Schädeldache, selbst bis nahe zur Sagittalnaht, ganz schwache Andeutungen von Windungsprotuberanzen zu finden sind, will ich nicht bestreiten, ich selbst habe solche bei Cercopithecen und Semnopithecen gesehen, aber sie sind, wie schon Schwalbe betont hat, weder regelmäßige, noch deutliche Vorkommnisse. — Über die Entstehung des Gehirnreliefs am Schädel bestehen Differenzen in den Anschauungen von Schwalbe und Fr. W. Müller. Nach ersterem (1902) wird die Schädelkapsel wesentlich durch das Gehirn modelliert. »An den Stellen geringsten Wachstumsdruckes wird in größerer Menge Knochensubstanz angebildet, welche bei äußerer Inanspruchnahme der Festigkeit des Schädels die funktionell wichtigen Strebepfeiler liefert.« Doch ist Schwalbe (1907) noch eine andre Möglichkeit plausibel, die nämlich, »daß an den Stellen der Windungshöhen zwar eine Resorption bereits vorhandener Knochenschichten erfolgt, infolge des Druckes, welchen die wachsenden Windungen ausüben, daß aber in den Windungstälern ein solcher Druck nicht existiere, so daß hier Knochenmassen von der Resorption mehr verschont bleiben, ja sogar in Ruhe sich hier anbilden können, in Übereinstimmung mit einer von Lesshaft (1892 S. 103) gegebenen Formulierung, daß der Knochen nach der Stelle des geringsten Widerstandes wächst«. Demgegenüber wird von Müller (1908) die Auffassung vertreten, daß der

[1] Diese Spuren geheilter Frakturen am Schädeldach stellen meist kleine rundliche oder längliche Verdickungen, bzw. auch leicht grubige Vertiefungen an der Außenseite dar und machen durchaus den Eindruck, als ob die Frakturen dem Lochtypus zugehört haben müssen. Von Splitterung war nie etwas zu sehen.

Gehirndruck sich auf die incompressible Arachnoidealflüssigkeit und durch sie auf alle Teile der Arachnoidea, also auch nach allen Punkten der Schädelinnenfläche, gleichmäßig fortpflanze, also von verschiedenem Druck an Stelle der Impressiones und Juga nicht die Rede sein könne. »Die individuell verschiedene Ausbildung des inneren Schädelreliefs sei zurückzuführen auf die Variationen des Arachnoidealreliefs beziehungsweise auf die des Arachnoidealraumes«, in welchem das Gehirn »schwebend«, überall von Flüssigkeit umgeben, erhalten werde. So ist für Müller die Ausbildung des inneren Schädelreliefs ein rein appositioneller Vorgang, der ohne Einfluß des Gehirnes in passiver Weise erfolgt. Schon Schwalbe hat neuerdings (1908) darauf hingewiesen, daß trotz der zugegebenen gleichmäßigen Druckfortpflanzung im Arachnoidealraum dennoch das Schädelrelief eben in den basalen Teilen und am Dach gänzlich verschiedenartig gestaltet, hier nur wenig ausgebildet, dort ungemein auffällig ausgeprägt sei. Diese Tatsache wird auch durch die funktionelle Erklärung, die Müller für die Juga und Impressiones als Stützen und Kapseln für die einzelnen Hirnteile gibt, und der bis zu einem gewissen Grad ein richtiger Gedankengang zugrunde liegen dürfte, nicht aus der Welt geschafft, denn wenn hier wirklich stets gleichmäßige Druckverhältnisse mitspielen und das Gehirn nach allen Seiten hin freischwebend im Arachnoidealraum fixiert ist, dann müßten am Schädeldach funktionell keine andern Verhältnisse bestehen als an der Basis, zumal bei dem Stellungswechsel des Kopfes sich auch hier eine Fixation durchaus zweckmäßig erweisen müßte (Rückenlage). Schwalbes (1902) Angaben über das spec. Gewicht des Gehirnes und des Liquor cerebro-spinalis geben die plausible Erklärung für die tatsächlich bestehenden Differenzen ab. Nach diesen erweist sich das Gehirn specifisch schwerer als der Liquor und sinkt deshalb im letzteren gegen die Schädelbasis zu ein, die Arachnoidealflüssigkeit aber sammelt sich unter dem Hirndach in reichlicherer Menge als andernorts. — Nun haben die oben mitgeteilten Beobachtungen der Diploëstruktur verschiedener Schädelcalotten (Taf. I Fig. 1—3) verschiedene Bilder ergeben, je nachdem ob das Schädeldach als Ganzes dünner oder dicker, bzw. je nachdem die Windungsabdrücke schwächer oder stärker waren. Bei einer rein passiven, appositionellen Anlagerung der Knochensubstanzen an die Meningen dürften wohl kaum so differente Bilder zustande kommen, vielmehr spricht die Gestaltung und Lage der Spongiosabälkchen und der Diploëkanäle durchaus für einen direkten ge-

staltenden Einfluß des Gehirnes, den wir uns, durchaus mit Schwalbe, unter gleichzeitiger Abspielung resorptiver und produktiver Prozesse denken können, wie ja solche allüberall beim Knochenwachstum mitspielen und die Substantia compacta wie spongiosa betreffen. Solange die Schädelwand als Ganzes dünn ist, wird auch die Lamina vitrea schwächer sein müssen, als im andern Fall, wo jene bereits eine gewisse Dicke erreicht hat. Je dünner aber die Lamina vitrea und je stärker die inneren Windungsabdrücke, um so eher kann das Gehirn durch die Meningen hindurch gestaltenden Einfluß auf die Diploëstruktur bekommen. Das stimmt durchaus mit meinen Beobachtungen überein, die Lamina vitrea war von den obigen 3 Fällen am stärksten bei dem Schädeldach von *Cercopithecus* (Fig. 3), welches, trotzdem es das kleinste war (Höhe 20 mm, Breite 53 mm, Länge 64 mm), doch das größte Gewicht (6,75 g) aufwies, am zweitstärksten bei dem *Semnopithecus cephalopterus* (Fig. 1) (die Maße des Schädeldaches 20, 54, 63 mm, das Gewicht 6,25 g), am schwächsten bei *Semnopithecus Kelaarti* (Fig. 2) (die Maße 23, 55, 64 mm, das Gewicht 5,85 g). Genaue Dickenmaße zu geben, ist ohne Anfertigung mikroskopischer Schnitte nicht möglich. Die obigen Ergebnisse und der Gewichtsvergleich zeigen zur Genüge, daß bei der leichtesten Calotte die Diploëstruktur am meisten Beziehung zum Gehirnrelief aufweist, und bei der schwersten am wenigsten. — Die Durchleuchtungsbilder bestätigen auch in ganz ausgesprochenem Grade die Anschauung Schwalbes, daß die Muskelbedeckung auf die Gestaltung des Schädels ohne jeden Einfluß sei. Obgleich die Lineae temporales in allen drei obigen und in zahlreichen andern Fällen an der Schädeloberfläche deutlich zu sehen waren, bisweilen selbst nahe zur Sagittalnaht reichten, war niemals eine Beziehung der Diploëstruktur zu diesen äußeren Bildungen festzustellen. Die Temporallinien oder Cristae ziehen über das Schädeldach, ohne im Durchleuchtungsbild eine rote Spur zu hinterlassen, d. h. sie beeinflussen einzig und allein den Bau der Lamina externa und absolut nicht den der andern Lagen des Knochens. Das gilt von jungen wie von alten Individuen und von Affen der alten, wie der neuen Welt. Auch dort, wo Cristae sagittales bestanden, die noch nicht ganz für Licht undurchlässig waren, war keine stärkere, meist gar keine Diploëansammlung an diesen Stellen zu sehen, woraus geschlossen werden muß, daß die Sagittalkämme geringen und mittleren Grades ebenfalls einzig und allein von der Lamina externa des Knochens gebildet werden. Über das Außenrelief des Schädel-

und seine Entstehung mich hier eingehender zu äußern, halte ich nicht für angebracht, da ich wie gesagt nur selten etwas von demselben feststellen konnte, immerhin lehren mich Erfahrungen wie die, daß bei beiden Semnopitheceen (Fig. 1 u. 2) dasselbe angedeutet, bei *Cercopithecus* (Fig. 3) aber keine Spur davon vorhanden war, obgleich ein Innenrelief, wie oben erwähnt, nicht ganz fehlte, daß Müller nicht im Recht sein dürfte, wenn er sagt: »Ist die Knochenplatte im Allgemeinen gleichmäßig dick, so wird ein Relief der Innenfläche sich außen wiederholen müssen«, denn dem widersprechen gerade meine Beobachtungen. Richtiger scheint es mir zu sagen, daß sich ein Außenrelief nur dann wird zeigen können, wenn die Tiefe der Impressiones digitatae eine derartige ist, daß zwischen den beiden Außenlagen der Knochenplatte eine Spongiosa nicht zur Ausbildung kommen konnte, bzw. der Resorption verfallen mußte und umgekehrt dann sicher fehlen wird, wenn die Impressionen seicht sind oder wenn diese wohl tief sind, aber das ganze Schädeldach sehr dick und schwer ist, so daß es zur Ausbildung von Markräumen zwischen beiden Laminae kommen konnte. Sobald man sich mit diesem Gedankengang vertraut macht, wird es ohne weiteres verständlich, warum es unter anderm zur Vereinigung verschiedener innerer Windungsabdrücke zu einer äußeren Protuberanz kommen kann, und warum eine bestimmte Protuberanz z. B. die der unteren Stirnwindung beim Menschen nicht immer feststellbar ist, Dinge, auf die Schwalbe mehrfach aufmerksam machte. Im ersteren Fall ist wohl, ähnlich wie in den parietalen Partien unsrer Fig. 2, eine Ausbildung von Spongiosa den Sulci entsprechend unterblieben, weil die Innenimpressionen nicht tief sind, im zweiten ist wohl das Innenrelief des Gyrus frontalis inferior ausgeprägt, aber kommt außen deswegen nicht zur Geltung, weil in den Bezirken um diese äußere Protuberanz herum namentlich gegen die sog. Fossa alaris hin aus andern Ursachen eine Erhöhung statthaben kann. Durchleuchtungs- wie Röntgenbilder dieser Region zeigen zur Genüge, wie gerade hier äußerlich etwa entsprechend der Crista infratemporalis, dem Vorderrand der Pars orbitalis der Ala magna, und innen in Beziehung zu den kleinen Keilbeinflügeln sich in der reichlich vorhandenen Spongiosa wichtige trajektorielle Strukturen ausgebildet haben. Der individuelle Wechsel namentlich im Stärkegrad solcher Bildungen ist bekannt und wohl auf die verschiedenen mechanischen Verhältnisse der so differenten einzelnen Schädel zu beziehen. Je stärker diese Strebepfeilersysteme hier ausgebildet sind, um so

weniger wird das Relief des Gyrus frontalis inferior sich außen als Protuberanz geltend machen können, oft nicht deswegen, weil eine Protuberanz überhaupt nicht ausgebildet worden ist, sondern weil die Umgebung um diese herum eine derartige Erhöhung erfuhr, daß sie sich von jener nicht mehr oder kaum unterscheiden läßt. Der Ausprägungsgrad äußerer Windungsprotuberanzen ist nach meiner Erfahrung in nicht unbeträchtlichem Grade abhängig von der relativen Massigkeit eines Schädels, und Schwalbe hat (1907) feststellen können, wie bezüglich der Tiefenausbildung der Fossa alaris Geschlechtsdifferenzen bestehen und wie die Schädelform einen Einfluß auf den Tiefengrad äußerer Sulci craniales besitzt. Es will mir scheinen, als ob hier die Untersuchung im Röntgenbild neben jener des Schädels und der Gipsausgüsse in ausgedehntem Maße herangezogen werden sollte, man wird dadurch wohl zu einer Vertiefung der Kenntnisse kommen und eine Reihe von Fragen klären können, die heute offene sind. Mir selbst stehen weder die nötigen Apparate noch die nötigen Mittel zur Verfügung, diese Aufgabe in Angriff zu nehmen.

2. Das Relief venöser Blutwege an der Innenfläche des Schädeldaches.

Auf der Innenfläche des Schädeldaches können sich neben Abdrücken von Hirnwindungen auch solche von Venensinus und von Hirnvenen finden. Aus der menschlichen Anatomie ist der Sulcus sagittalis und daneben die Impressio des Sinus sphenoparietalis am bekanntesten. Sehr zahlreiche Lehrbücher erwähnen auch seitlich von demselben sog. Foveolae granulares als grubige Vertiefungen, hervorgerufen durch den Druck Pacchionischer Granulationen. Daß neben den Vv. meningeae mediae und dem Sinus spheno-parietalis (Merkel 1885) auch Hirnvenen, die nach dem Sulcus sagittalis zustreben und offenbar in diesen oder die Lacunae laterales ausmünden, »sich ins Schädeldach eingraben und Furchen« mit medialwärts gerichteten Zusammenfluß der Ästchen erzeugen können, finde ich nur bei O. Schultze (1899) erwähnt.

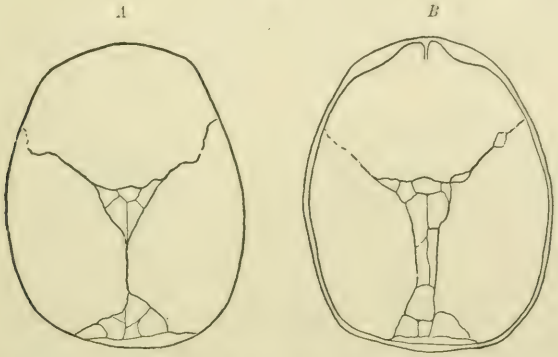
Ich selbst habe über diese Abdrücke venöser Blutwege am Schädeldach an 28 Primaten genauere Aufnahmen gemacht und jeweilen auch die Venen selber und ihre genaue Lage zum Gehirn und seinen Furchen und Windungen studiert. Diese Beobachtungen, die sich auf Prosimier (*Lemur* 3[1]), platyrrhine (*Ateles* 4, *Cebus* 1) und catarrhine Affen (*Macacus* 5, *Papio* 1, *Cercopithecus* 8, *Semnopithecus* 2,

[1] Zahl der untersuchten Exemplare.

Colobus 1) sowie Anthropomorphen (Schimpanse 1, Orang 2) beziehen, haben mir die Überzeugung beigebracht, daß das Venenrelief bei den Affen und Halbaffen in der Regel stärker ausgesprochen ist als beim Menschen.

Was zunächst den Sinus sagittalis superior und seinen Abdruck anbetrifft, so ist der letztere beim Menschen selten in ganzer Länge am Schädeldach wohl verfolgbar, während dies bei Lemuren und den Affen der alten Welt, wie die Gipsausgüsse lehren, die Regel ist. Bei den Neuweltaffen war der Sulcus sagittalis nur im Bereich des Os frontale deutlich. Nach hinten vom Bregma war am Gipsausguß meist eine rauhe, bisweilen tiefe, grabenartige Vertiefung

Fig. 2.



Fontanell- und Nahtknochen im Schädeldach von *Ateles ater* (Nr. 606 ♀). *A* Außen-, *B* Innenansicht. (Halbe natürliche Größe.)

festzustellen, die nichts mit dem Sinus zu tun hatte, wohl aber mit eigentümlichen Ossificationsvorgängen entsprechend der Sutura sagittalis zusammenhängen dürfte, die ich an mehreren Präparaten (freilich verschiedenen Grades) feststellen konnte. In Textfig. 2 ist das Schädeldach eines großen, weiblichen *Ateles ater* abgebildet, der aber nicht ganz ausgewachsen war, soweit dies aus dem noch nicht vollständigen Dauergebiß (es fehlen die 2. u. 3. Molaren, und offenbar auch die Dauercanini) zu erschließen ist. Äußerlich war an Stelle der vorderen und hinteren Fontanelle je eine etwa dreieckige Vertiefung, deren Boden durch die Fontanellknochen gebildet ward, die von innen gesehen viel leichter auseinanderzuhalten sind, als von außen, wo sie sich überall aufs engste aneinanderlegen. Von innen sind auch verschiedene Nahtknochen der Sagittalnaht kenntlich, die von außen nicht zu sehen waren, indem sich hier die beiden Parietalia nahe aneinanderschieben. Ja diese Nahtknochen der

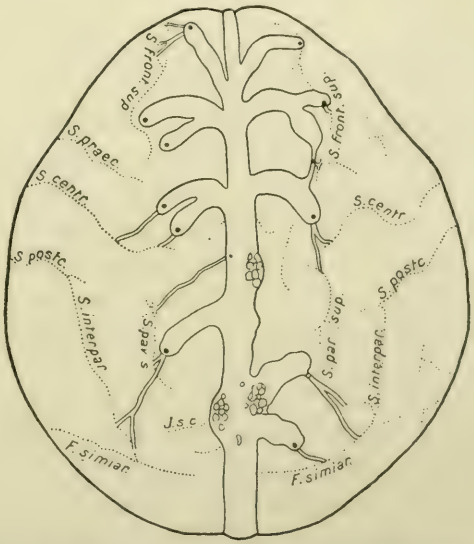
Sagittalnaht springen wie ein länglicher Wulst gegen die Schädelhöhle vor und ebenso sind die Fontanellknochen am Lambda und Bregma etwas vorragend. Das Durchleuchtungsbild zeigte an Frontale und Parietale ungemein deutliche Windungslichter und an jedem einzelnen der Fontanellknochen sein deutliches Spongiosacentrum. Der ganze Bezirk der Nähte und ihrer Schaltknochen war in breiter Ausdehnung ohne inneres Windungsrelief. Auch ein zweites und drittes Mal beobachtete ich bei *Ateles* solche Fontanellknochen am Bregma, eine Feststellung die mit den Angaben Ficalbis (1890), daß an dieser Stelle bei Cebiden häufig überzählige Knochen vorkämen, übereinstimmt. Da nach Gaupp (1905) das Auftreten von selbständigen Knochencentren an den Rändern der Schädeldachknochen zu bestimmten Zeiten des Fetallebens ein normales Vorkommnis darstellt, handelt es sich auch hier wohl um Reste embryonaler Zustände, die sich noch nicht verloren haben. Ob freilich nicht auch pathologische Prozesse bei der Ausbildung so zahlreicher Schaltknochen mitgespielt haben, ist nicht zu entscheiden. Bekanntlich führt beim Menschen Drucksteigerung im Schädelraum (Hydrocephalus) zur Spaltung von Schaltknochen und zum abnorm langen Offenbleiben von Schädelnähten. — Immer war bei den Cebiden die Dura mater entlang der Sutura sagittalis und zu Seiten dieser auffallend derb und adhaerent, was vielleicht auch darauf zurückgeführt werden darf, daß bei den Cebiden die Ossificationsprozesse dieser Region sich etwas anders abspielen als beim Menschen, und damit hängt meines Erachtens auch das regelmäßige Fehlen eines Sulcus sagittalis in der Gegend zwischen Bregma und Lambda zusammen, das ich bei den Altweltaffen häufig sah.

Abdrücke von Hirnvenen (Impressiones venarum) sind speziell im frontalen Bereich nicht selten, ich sah sie bei Lemuren und verschiedenen niederen Affen. Hinter dem Bregma sind nur selten welche zu finden, vor ihm an verschiedenen Stellen. Während aber beim Menschen die Venae cerebri superiores meist unter einem nach hinten offenen spitzen Winkel entgegen der Richtung des Blutstromes sich in den Sinus sagittalis ergießen, verlaufen bei den Affen diese Venenabdrücke in der Regel ziemlich quer gegen den Sinus, um bisweilen kurz vor der Mündungsstelle sogar in occipitader Richtung und nur selten (z. B. Fig. 4 rechte Seite) rostralwärts umzubiegen. Es wird noch zu zeigen sein, daß dieses Verlaufsverhalten der oberen Hirnvenen eine entschieden charakteristische Erscheinung darstellt, durch die sich der Mensch von den niederen Affen durchaus

unterscheidet. In den Fig. 4 und 5 auf Taf. I habe ich in Photographien von Gipsausgüssen solche Venenimpressionen am Schädeldach naturgetreu abgebildet, es sind niedere allmählich verstreichende, individuell sehr verschieden weit verfolgbare, wulstige Erhebungen, nicht hoch genug, um auf die Spongiosastruktur im Knochen einen nachweisbaren Einfluß auszuüben.

Mit den Impressiones venarum in gewissem Maße vergleichbar sind in seltenen Fällen Impressiones lacunarum festzustellen. Ausgedehntere Lacunae laterales des Sinus sagittalis superior fehlen bei Halbaffen, Platyrrhinen und Cercopitheciden fast ganz, sie kommen nur bei Anthropomorphen vor. Auch hier sind sie wie beim Menschen in wechselndem Grad, an Zahl, wie an Länge, ausgebildet. Die Beobachtung an einem jugendlichen Orang (Textfig. 3) dürfte wohl das Maximum von Lacunenbildung darstellen, das vorkommen kann. Der Fall bietet deswegen größtes Interesse, weil diese Lacunen am Schädeldach tiefe Eindrücke erzeugten. Die Fig. 6 (Taf. I) gibt eine Vorstellung dieser Verhältnisse, wie sie sich am Gipsausguß darbieten. Jede einzelne der Lacunen unsrer Textfig. 3 ist hier ohne Schwierigkeit wieder zu finden. Das Durchleuchtungsbild (Tafelfig. 7) zeigt, wie mehrere dieser lacunären Impressionen zu starken Verdünnungen des Knochens, der im ganzen recht stark war, führten. Äußere Protuberanzen fehlten. Am menschlichen Schädeldach kann man gelegentlich seichte Abdrücke von Lacunen finden, aber vom Vorkommen einer so intensiven und ausgedehnten Abprägung des Lacunensystems wie hier ist mir nie etwas bekannt geworden. Es ist wohl nicht unmöglich, daß auch einmal beim Menschen

Fig. 3.



Der Sulcus sagittalis superior mit seinen Lacunae laterales und den Mündungsstellen der Vv. cerebri superiores eines Orang utan Nr. 585 (identisch mit Tafelfig. 6) in genauer topographischer Relation zu den Hirnwindungen. Die Pacchionischen Granulationen sind durch kleine Kreischen angedeutet. 7/10 nat. Gr. [Anatom. Sammlung Zürich 1907, 116. S Vb 1].

ähnliches gefunden wird. Ich bemerke nur in Kürze, daß bei jenem Orang, weder an den Meningen noch am Gehirn oder den Gefäßen, soweit ich dies feststellen konnte, sich irgend etwas fand, was auf pathologische Prozesse hinwies. Die Beobachtung dürfte eine willkommene Bestätigung für die oben charakterisierte Auffassung der Entstehung des Innenreliefs am Schädel abgeben. Die Blutwege haben sich ihre Bahnen am Schädel selbst gegraben, indem die Stellen desselben, welche unter dem direkten Einfluß des Blutdruckes standen, leichter der Resorption verfielen, als die benachbarten, wo sich der Blutdruck auf den Knochen nicht geltend machen konnte. Über die Entstehung der Sinusabdrücke am Schädel hat sich schon Strasser (1901) geäußert. Er geht von den mechanischen Verhältnissen der Durafixation am Schädel aus und sagt: »Nach Maßgabe nun, wie die Venenkanäle sich entwickeln und in Sinus umwandeln, werden die anliegenden Knochenflächen in noch höherem Grade vor direkter Zugwirkung der Fasermasse geschützt. Sie höhlen sich, sei es die Folge dieser Entlastung, sei es unter direkter Usur durch den Venenstrom, so weit als dem Umfang des letzteren entspricht, während seitlich von ihnen, wo die direkte Zugwirkung einsetzt, vorragende Knochenränder entstehen. Die Weite der Venenkanäle aber richtet sich vor allem nach der Gunst des Gefälles und man mag sich vorstellen, daß nach den Stellen hin, wo günstigere Abflußbedingungen vorliegen, resp. von diesen aus rückwärts die Sulci venosi sich ausweiten und tiefer in den Knochen eingraben. Es dürften hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie bei der geologischen Erosion, die an und mit Stelle des größten Gefälles stromaufwärts fortschreitet.«

Neben Impressiones digitatae und venosae kommen an der Innenfläche des Schädeldaches noch die Abdrücke Pacchionischer Granulationen, sog. Foveolae granulares vor. Auch sie fehlen bei den Affen nicht. Für ihr Studium hat sich ebenfalls die Methode der Anfertigung von Leim- und Gipsausgüssen als zweckmäßig erwiesen. Am Kölner Naturforschertag (1908 b) habe ich kurz über meine Ergebnisse berichtet und meine Präparate demonstriert. Ich habe mich aber damals sehr kurz fassen müssen und manches nicht darlegen können, was ich jetzt nachtragen möchte. Dabei muß ich weiter ausholen und einen Überblick geben über das Verhalten der Venae cerebri superiores der Primaten, weichen diese doch in verschiedener Hinsicht von den Verhältnissen ab, die uns vom Menschen her geläufig sind.

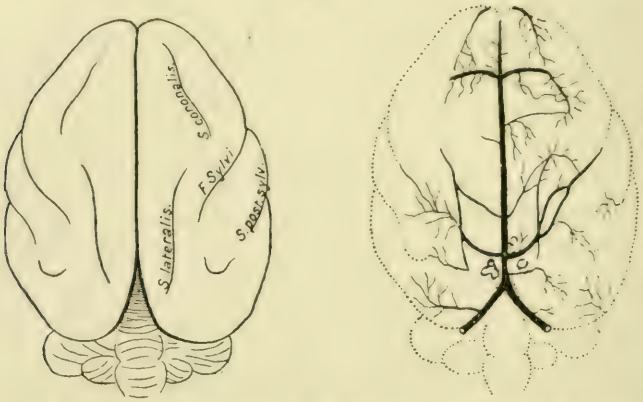
3. Über die oberen Hirnvenen der Primaten.

Der Beschreibung muß ich einige technische Vorbemerkungen vorausschicken. Die Injektion mit erstarrenden Farbmassen erwies sich für das Studium der Hirnvenen als unzweckmäßig, von der Cava superior aus füllten sie sich niemals gleichmäßig, und die Kanüle direkt in den Sinus sagittalis superior einzubinden gelang auch nicht befriedigend. Sehr viel einfacher und günstiger war es, eine einfache Stauung in den Venen herbeizuführen und so gewissermaßen die natürliche Füllung als Mittel zum Zweck zu verwerten. Die mit Formalinlösung in das Arteriensystem injizierten Affen lagerte ich 24 Stunden so, daß der Kopf eine tiefere Lage einnahm, als der Rumpf. Wenn dann das Schädeldach weggenommen wurde, schimmerten bereits vielfach die rötlichen Hirnvenen durch die Dura mater durch und selbst nach Eröffnung des Sinus sagittalis sup. konnte die natürliche Füllung unschwer durch Hochlagern des Kopfes erhalten werden. Zu der nachfolgenden Beschreibung zog ich nur Fälle mit starker Füllung in Betracht und vermied es möglichst, diejenigen mit nur partiellem Venenbild heranzuziehen. Es ist klar, daß unter Umständen auch trotz dieser Vorsichtsmaßregel ein kleineres Gefäß oder eine Anastomose übersehen werden konnte, aber diese Möglichkeit bringt ja jegliche nur makroskopische Untersuchungsmethode mit sich. Immerhin bin ich sicher, die größeren Gefäße alle beobachtet und aufgenommen und ihr Mündungsverhalten einem im einzelnen genauen Studium unterworfen zu haben. Um die topographischen Beziehungen der Hirnvenen zum Gehirn und dem Sinus in ihren natürlichen Verhältnissen zu erkennen, war ein etwas umständliches graphisches Aufnahmeverfahren nötig, das sich aber durchaus bewährte.

Nach Wegnahme des Schädeldaches wurde der Sinus eröffnet und nun sofort eine genaue Zeichnung gemacht, in welche auch der Verlauf der durch die Dura mater meist deutlich durchschimmernden Hirnvenen eingetragen wurde. Am Sinus wurde besonders auf seitliche Lacunen und auf die Mündungsstellen von Hirnvenen geachtet. Jetzt erst wurde auf der einen Hälfte die Dura mater entlang dem Sägeschnitt losgetrennt und so weit vorsichtig zurückgeschlagen und allmählich abgetragen, bis das Hirnrelief und die einzelnen Venen bis nahe zum Sinus verfolgt werden konnten. Jetzt wurde wieder eine genaue Zeichnung (mit Hilfe von Mattscheibe, Zirkel und Zentimeter) angefertigt. Für die Feststellung des Mündungsverhaltens der Venen wurde vorsichtige Sondierung, vor allem aber die einfache

Methode des Ausstreichens ihres flüssigen Inhaltes mit Beachtung der Ausflußstelle angewandt. War die eine Seite genau aufgenommen, so kam die zweite daran. Beim nachfolgenden Herausschneiden der

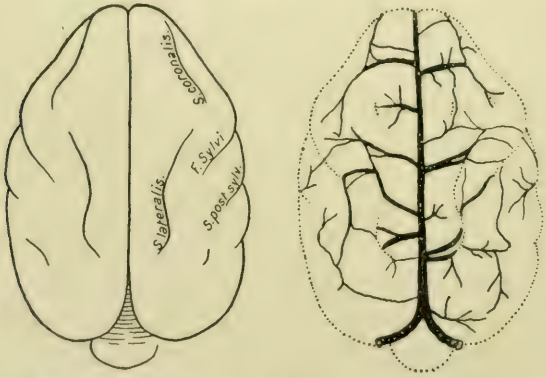
Fig. 4.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Lemur catta* (Nr. 626 ♀) mit dem Verlauf der Hirnvenen. Nat. Gr.

Falx cerebri wurde das Mündungsverhalten der Venen nochmals kontrolliert und erst danach wurden die Mündungsabschnitte durchtrennt. Endlich machte ich nach Herausnahme des Gehirnes und

Fig. 5.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Lemur catta* (Nr. 639 ♀) mit dem Verlauf der Hirnvenen. Nat. Gr.

Präparation desselben noch ein dritte Zeichnung allein von diesem, aber genau in entsprechender Lage wie die vorhergegangenen. Auf Pauspapier übertragen konnten nun die Einzelzeichnungen übereinander gelegt werden und wurden leichte Zeichenfehler unschwer kenntlich. Auf diese Weise sind durch Kombination von Einzelauf-

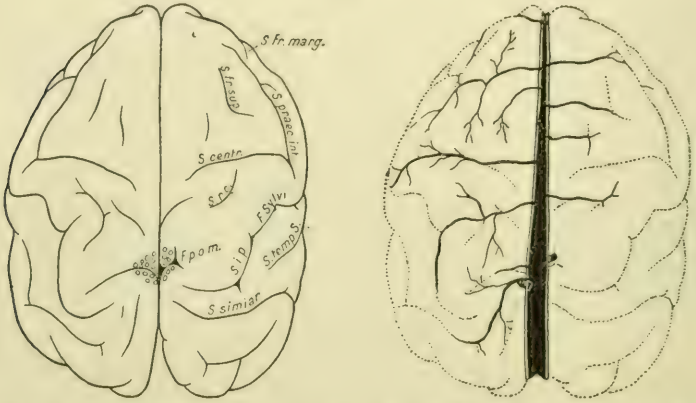
nahmen die Textfig. 14—16 entstanden, welche die Ergebnisse meiner Bemühungen illustrieren. Zum leichteren Verständnis und zur genauen Beziehung des Venenverlaufes auf die Hirnoberfläche habe ich jeweilen ein einfaches Windungsbild des betreffenden Gehirnes beigefügt und die wichtigsten Sulci und Fissuren bezeichnet. In der Benennung folgte ich für die Halbaffen der Namengebung, die Elliott Smith (1900) eingeführt hat, für die Affen derjenigen, die Retzius (1906) in seinem Werke über das Affenhirn gebrauchte.

Betrachten wir zuerst die Verhältnisse bei *Lemur* (Fig. 4 u. 5), so finden wir eine Teilung des glattwandigen Sinus sagittalis superior in die beiden Sinus transversi unter relativ kleinem Winkel, der sich kaum stark von einem rechten entfernt (vgl. meine Mitteilung 1908a) und sehen wir in den Sinus von rechts und links her die einzelnen Venae cerebri superiores in querem oder occipitalwärts gerichtetem, spitzwinkligem Verlauf einmünden, nachdem sie in nächster Nähe der Mündungsstelle die Dura durchsetzt haben. Es scheint schwer, in beiden Figuren identische Gefäße aufzudecken, wie auch deren Zahl variiert, doch möchte ich das Augenmerk auf eine Vene richten, welche jederseits in unsern Figuren etwa in der Mitte des Sulcus coronalis beginnt und medialwärts zieht. Dieses Gefäß prägte sich beide Male auch am Schädeldach ab und besitzt, wie wir noch sehen werden, auch bei Affen eine ziemliche Konstanz. Wichtig erscheint mir endlich auch jene Vene, welche aus der Fissura Sylvi zum Sulcus lateralis und am hinteren Ende desselben medialwärts zum Sinus sagittalis läuft. In Fig. 4 ist sie rechts und links allem Anschein nach ein gleiches Gefäß, Fig. 5 zeigt aber, daß Verdoppelung vorkommen kann, und es ist nicht unmöglich, daß die entsprechende Vene der linken Körperseite, die weiter rostralwärts einmündet, einem dritten Gefäßchen entspricht. Es ist also nicht von einer absoluten Homologie dieser einzelnen Venen zu sprechen, sondern nur von einer annähernd entsprechenden Lage und Verlaufsrichtung, wobei die Frage offen bleiben muß, wie diese zustande kommt.

Meine Beobachtungen an Platyrrhinen beziehen sich nur auf *Ateles* und *Cebus* und sind leider nicht ganz einwandfrei. In mehreren Fällen war der Füllungsgrad der Venen zu ungenügend, um sichere Resultate zu erzielen. Ich beschränke mich daher auf die Wiedergabe nur einer Figur von *Ateles* (Textfig. 6), wobei ich darauf zu achten bitte, wie die vorderen Venen vom Sulcus frontomarginalis, präcentralis, frontalis sup., centralis und retrocentralis (*S.r.c.*) alle mehr oder weniger quer zum Sinus verlaufen. Diese Feststellung

konnte ich auch bei andern *Ateles*-Species und *Cebus libidinosus* machen. Eine wichtige Venenmündungsstelle ist die Gegend, wo die Fissura parieto-occipitalis medialis (*F.p.o.m.*) von der medialen Hemisphärenfläche zur Konvexität umbiegt, wo sie nach kurzem Verlauf endigt. In dieser Region mündet stets von der Seite her aus dem Sulcus simiarum kommend, eine Vene (vgl. Textfig. 6) und meist auch eine Vene aus dem Sulcus interparietalis und Sulcus temporalis superior, wie wir dies bei Cercopitheciden als Regel antreffen werden. Auch hier nehmen die Venen vor ihrer Mündung keinen längeren intraduralen Verlauf. Der Sinus sagitt. sup. der

Fig. 6.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Ateles Geoffroyi* Nr. 621 ♂ mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr. Mit kleinen Kreischen sind in der Nachbarschaft der Fissura parieto-occipitalis medialis Rauhigkeiten der Arachnoidea angedeutet.

Platyrrhinen ist glattwandig, ohne Trabekel und in der Regel ohne Seitentaschen. Kleine Lacunen habe ich zweimal beobachtet, bei *Ateles Geoffroyi* (Textfig. 6) in der Höhe der Fissura parieto-occipitalis medialis, bei einem *Cebus libidinosus* ebenda, wie auch bei der Mündung der Venen aus dem Sulcus frontalis sup. Diese kleinen Lacunen waren aber alle ganz kurz und wenig weit, bei den andern Tieren fehlten sie völlig.

Über das Verhalten der Hirnvenen bei den Cercopitheciden habe ich reichere Erfahrung. Zum Ausgangspunkt der Darstellung möge uns das *Genus Cercopithecus* dienen. Wenn wir Textfig. 7 betrachten, fällt uns auf, wie sehr der Venenverlauf dem Windungscharakter entspricht. Auf der rechten Seite allein ist eine Vene ausgebildet, die vom Sulcus präcentralis superior (*S.p.s.*) und inferior das Blut in querer Richtung dem Sinus zuführt, beiderseits ist eine starke

V. sulci centralis vorhanden, und endlich finden wir einen sehr wichtigen Venen-Zusammenfluß am medialen Ende der Affenspalte. Hier treten eine V. sulci interparietalis, eine V. fossae Sylvi und eine V. sulci simiarum zusammen. Diese Mündungsstelle hat etwas sehr Charakteristisches, zumal wenn wir uns der oben gemachten anders-

Fig. 7.

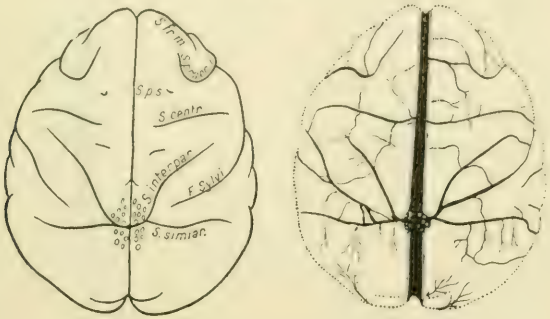


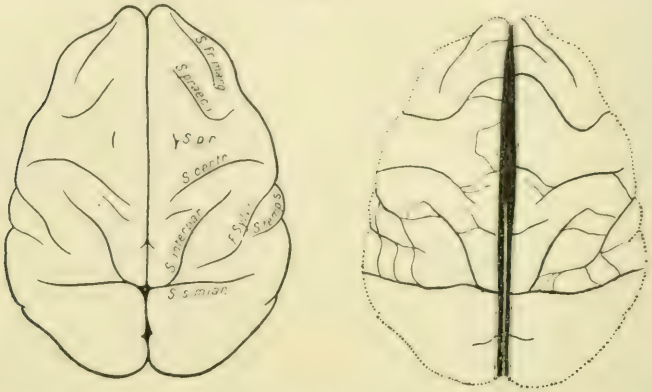
Fig. 8.

Fig. 7 u. 8. Die Oberfläche des Großhirnes von *Cercopithecus ascanius* (Nr. 637 ♀) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr. (Die durch Strichelung angedeuteten Venen fließen nach der medialen Hemisphärenfläche ab. Durch Kreischen sind Pacchionische Granulationen angedeutet.

artigen Beobachtungen bei Lemuren und Platyrrhinen erinnern. In der Textfigur 8 füge ich auch Seitenansichten dieses Gehirnes und seiner Venen bei, welche uns die bereits gemachte Erfahrung bestätigen, daß ein absolut symmetrisches Verhalten nicht vorkommt; wir sehen auch, wie die verschiedenen Venen miteinander anastomosieren und neben dem Abfluß zum Sinus sagittalis superior Abflußwege nach

der Schläfenregion in Frage kommen. An der linken Hemisphäre sind es zwei, an der rechten eine starke Vene, welche sich in den Sinus petroso-squamosus (vgl. meine Mitteilung 1908a) ergießen, nur

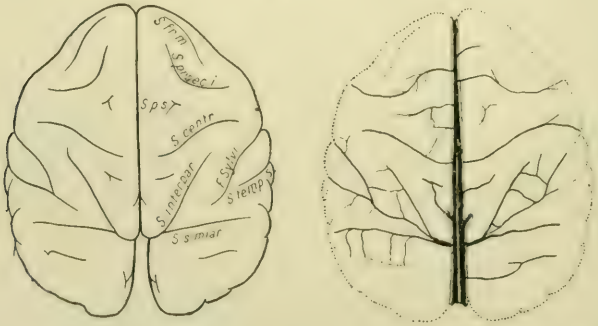
Fig. 9.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Cercopithecus patas* (Nr. 623 ♂) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

die hintere linke Vene tritt gerade an der Zusammenflußstelle der Sinus petroso-squamosus, Sinus transversus und Sinus petrosus-superior zum Sinus sigmoideus ein. Die lateralen Großhirnvenen

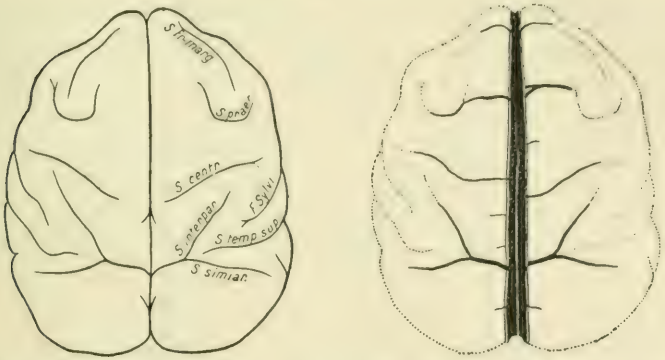
Fig. 10.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Macacus cynomolgus* (Nr. 617 ♂) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

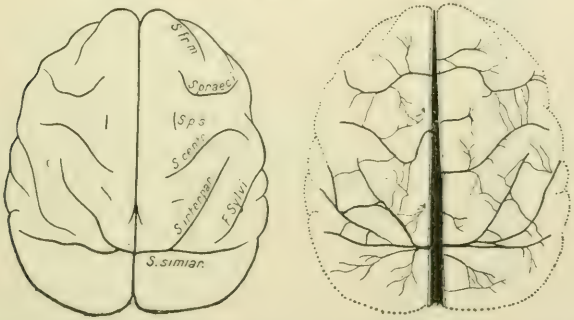
machen den oberen das Wurzelgebiet in verschiedenem Grade streitig, während rechts noch stärkere Abflüsse vom Frontallappen zum Sinus longitudinalis sup. und den Venen der medialen Hemisphärenfläche bestehen, ist links dieses Gebiet fast ganz der vorderen Temporalvene angeschlossen. Ebenso fließt links das Blut vom Occipitallappen

Fig. 11.



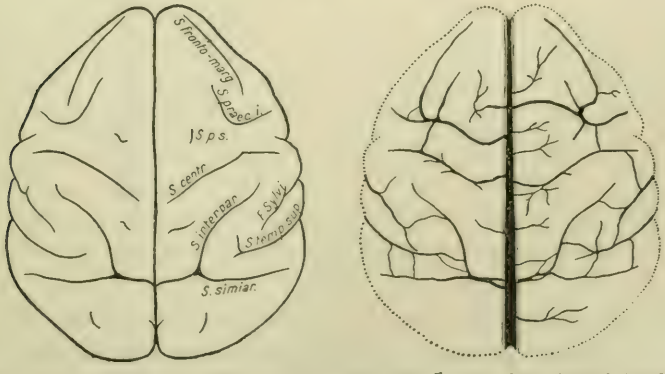
Die Oberfläche des Großhirnes von *Macacus cynomolgus* (Nr. 597 ♂) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

Fig. 12.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Macacus pileatus* (Nr. 627 ♀ altes Tier) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

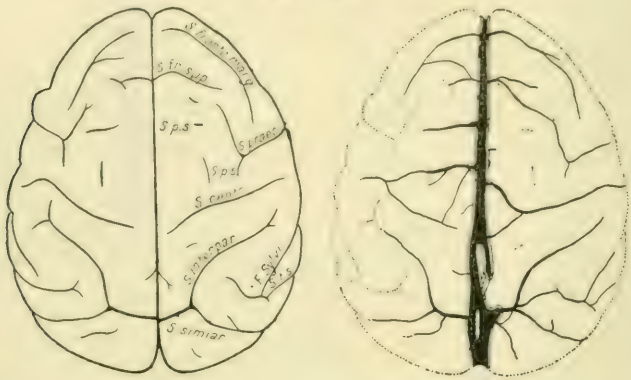
Fig. 13.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Macacus inuus* (Nr. 620 ♂) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

und den oberen Teilen des Lobus temporalis vorwiegend durch die Vena sulci simiarum ab, während rechts ein Teil des Blutes zur hinteren Temporalvene strömt. Alle weiteren Beobachtungen bei

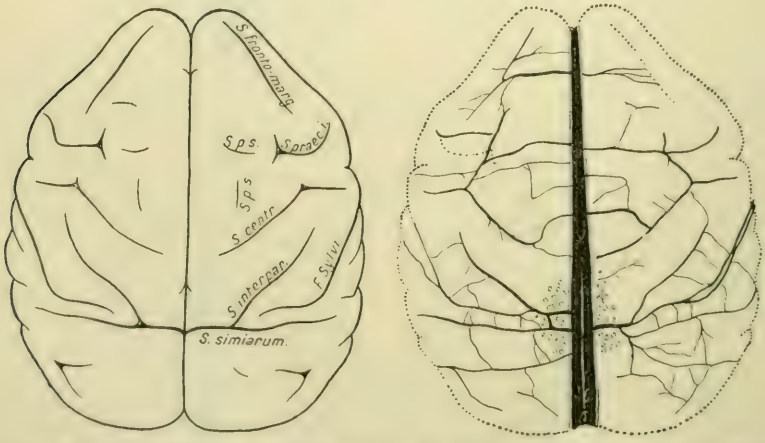
Fig. 14.



Die Oberfläche des Großhirnes von *Macacus manarus* (Nr. 596 ♂) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

Cercopitheciden (Textfig. 9—15) zeigen auffallende Ähnlichkeit mit den aus Textfig. 7 bekannten Verhältnissen. Es kommen wohl weitere kleine, dem Sinus sagittalis sup. zustrebende Venen hinzu, und

Fig. 15.

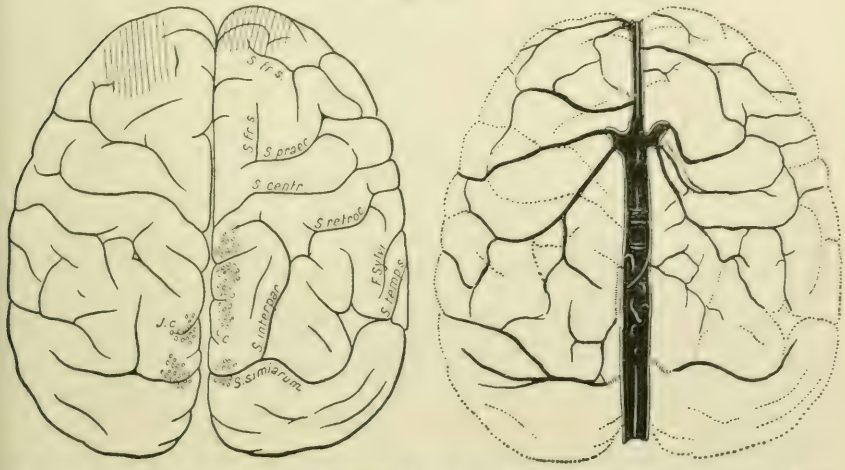


Die Oberfläche des Großhirnes von *Papio maimon* (Nr. 618 ♀) mit dem Verlauf der Hirnvenen. 2/3 nat. Gr.

ebenso tritt bisweilen eine Vena sulci fronto-marginalis auf, deren Mündung in den Sinus auf den Figuren nicht überall mehr sichtbar wird, weil sie am Vorderende des Sulcus statthat, aber die typischen

Venen der Sulci präcentralis, des S. centralis und das Venentrio, das am medialen Ende des Sulcus simiarum mündet, sind regelmäßig auffindbar. Am Schädeldache prägen sich häufig die Venen aus dem Sulcus fronto-marginalis und Sulcus präcentralis ab. Daß es sich auch hier nicht um absolut homologe Gefäßchen, wohl aber um typische Verlaufsstraßen handelt, zeigen Beobachtungen wie Textfig. 9 links, 12 rechts, 13, wo von einer Vena sulci präcentralis nicht gesprochen werden kann, sondern mehrere kleinere Venen bestehen, wie Textfig. 13—15, wo die Vena sulci centralis mehrfache

Fig. 16.



Die Oberfläche des Großhirnes eines Schimpanse (Nr. 599 ♀) mit dem Verlauf der Hirnvenen. Etwas weniger als 2/3 nat. Gr. (Als Ringelchen sind die Pacchionischen Granulationen, mit feiner Strichelung die Venen, die zur medialen Hemisphärenfläche treten, angegeben).

Mündungen besitzt, und Textfig. 13 links und 15 links, wo dasselbe von dem Venentrio zu sagen ist. Ebenso ist das Abflußgebiet der Temporalvenen, die bei Macacen und *Papio* durch den Sinus petroso-squamosus zum Sinus sigmoideus und außerdem durch den Canalis temporalis ihr Blut ergießen, verschieden ausgedehnt. Trotz dieser Verschiedenheiten im einzelnen fällt die außerordentlich typische Verlaufsweise der Hirnvenen auf, in vieler Beziehung in enger Relation zu den Hirnfurchen, aber doch keineswegs (z. B. Frontalregion) nur aus dieser verständlich. Es scheint mir wichtig, darauf besonders hinzuweisen, daß von einem frontalwärts gerichteten Blutabfluß und von spitzwinkliger rostrad gerichteter Mündung der Hirnvenen, wie beim Menschen, hier nirgends etwas festzustellen ist. Aus dem oberen Gebiet des Frontallappens vom Sulcus centralis und

präcentralis fließt das Blut immer in nahezu querer Richtung dem oberen Pfeilsinus zu, gegen die Fissura parieto-occipitalis medialis und ihre Verbindung mit der Affenspalte aber ist ein Zusammenfluß meist occipitalwärts gerichteter Venen festzustellen. Gelegentlich treten auch vom Occipitallappen Venen zu dieser Confluenzstelle, öfters münden occipitale Venen in senkrechter Richtung direkt in den Sinus. Die Hirnvenen werden dabei öfters schon auffallend weit lateral vom Sinus von der Pia mater frei, verlassen diese, durchsetzen die Arachnoidea und lagern nun im weiteren Verlauf auf dieser, um meist erst unweit ihrer Mündung in den Sinus in die Dura mater einzudringen. Beschäftigen wir uns noch kurz mit dem Sinus sagitalis superior selber. Auch hier ist er in der Regel glatt, hat keine Trabekel und namentlich im hinteren Teil ein im Querschnitt etwa dreieckiges Lumen, Reste von einer ursprünglichen Anlage aus zwei Gefäßen finden sich selten (z. B. Textfig. 14) in Gestalt partieller Reste eines medianen Septums. Beim Menschen sind solche Reste bekanntlich häufiger (Knott 1882, Mannu 1907). Lacunae laterales kommen relativ selten vor, sie sind, wo vorhanden, nur klein und meist an der Stelle der Mündung des Venentrios oder zwischen diesem Punkt und der Mündung der Vena sulci centralis zu finden. Ein einziges Mal (*Semnopithecus*) lagen auch welche noch weiter rostral. Von 15 darauf untersuchten Cercopitheciden waren in 10 Fällen keine Spuren von Lacunen anzutreffen.

Von Anthropomorphen hatte ich zunächst bei einem jugendlichen Schimpanse Gelegenheit, genauere Aufnahmen zu machen, schon der erste Blick auf die Textfig. 16 zeigt hier ein ganz andres Verlaufsverhalten der Vv. cerebri superiores, das weit mehr den menschlichen Zuständen als jenen der Cercopitheciden gleicht, dadurch gegeben, daß eine Anzahl Venen aus occipitaleren Rindenbezirken einen stark rostrad gerichteten Verlauf nehmen, ehe sie in den Sinus eintreten, und daß das Venentrio in der Gegend der Fissura parieto-occipitalis fehlt. Daß auch hier wieder gewisse Asymmetrien bestehen, wundert uns nicht. Im ganzen Gebiet zu Seiten des Sinus ist von einer Beziehung des Venenverlaufes zu den Hirnfurchen nichts festzustellen, die Venen haben sich völlig emanzipiert. Vom Sulcus praecentralis, centralis und retrocentralis und noch weiter occipital gelegenen Gebieten laufen starke Venen rostralwärts, um nach Durchsetzung der Arachnoidea und kürzerem, freiem, subduralem Verlauf in die Dura mater und, fast an derselben Stelle, in wohl aus-

gebildete Lacunen einzumünden, die sich etwas nach vorn von der Höhe des Sulcus präcentralis beiderseits finden. Die Vena sulci simiarum, links verstärkt durch Zufluß aus dem Gebiet des Sulcus interparietalis, verhält sich in ihrer Mündung beiderseits verschieden. Während sie rechterseits an die mediale Hemisphärenfläche tritt und erst auf dem Umweg durch die Falx cerebri den Sinus sagittalis sup. erreicht, findet dasselbe links nur für einen Teil des gespaltenen Mündungsabschnittes der Vene statt, der andre läuft rostral- und medialwärts, gelangt an die mediale Hemisphärenfläche und erst beträchtlich weiter vorn wieder auf die Konvexität der Hemisphäre, um nun in gleicher Höhe wie eine kleinere, rechtsseitige Vene aus dem Gebiet des Lobulus parietalis superior in den Sinus einzutreten. — Die Textfig. 3 von einem jungen Orang zeigt uns ebenfalls den überall rostralwärts gerichteten Venenverlauf und die Emanzipation der Mündungsabschnitte der Venen von der Hirnfurchung. Das periphere Venengebiet war nicht deutlich genug festzustellen. Immerhin lassen sich mancherlei Anklänge an das Verhalten bei Schimpanse und keine an jenes der Cercopitheciden finden. Bei dem oben beschriebenen Schimpanse habe ich auch das Verhalten an den seitlichen Hirnvenen aufgenommen und beiderseits eine starke Temporalvene angetroffen, die links zum Sinus petrosus superior, rechts in einen mäßig starken Sinus petrososquamosus (welcher links übrigens auch nicht fehlte) sich ergoß, etwa entsprechend der Impressio des Gyrus temporalis medius. Bei einem zweiten Orang fehlte beiderseits der Sinus petrososquamosus, dagegen sah ich auf der rechten Seite ein merkwürdiges Verhalten des Sinus petrosus superior. Von der Mitte desselben ließ sich ein mäßig starker Sinus in die mittlere Schädelgrube über die vordere Petrosumfläche herab verfolgen, der etwas lateral vom Foramen ovale endigte und daselbst eine starke Temporalvene vom Gehirn her aufnahm. Links fehlten Sinus und Vene. Andre Temporalvenen traten beiderseits an der Vereinigungsstelle von Sinus petrosus superior und transversus ein. Auch der Sinus longitudinalis superior der Anthropomorphen gleicht mehr dem Menschen als den Cercopitheciden, er ist weit, regelmäßig stark zerklüftet und oft von Balken durchsetzt, mit Aussackungen gegen die Falx hin und mit glattwandigen Lacunae laterales versehen. Die Zahl der letzteren ist, wie beim Menschen, im Einzelfall ebenso different als die Größe, aber in der Regel ist doch die Lacunenbildung unverkennbar fortgeschritten gegenüber den Verhältnissen bei niederen Affen. Wie

weit die Ausbildung von Lacunen gehen kann, hat uns ja Textfig. 3 gelehrt. Beim aufgeschnittenen Sinus lassen sich 3 Abschnitte auseinanderhalten, ein vorderster, der bis nahe an die Kranznaht des Schädels reicht und einen dreieckigen Querschnitt mit steilgestellten Seitenrändern und schmalem Dach zeigt, er ist der engste. Es folgt der weiteste, mittlere mit breitem Dach und geringer Tiefe, sein Ende entspricht etwa dem Lambda. Der dritte hat ein Querschnittsverhalten wie der erste, nur ist er im ganzen weiter als dieser, seine Wandungen fand ich immer glatt. Lacunen kommen meiner Erfahrung nach nur an den zwei vorderen Abschnitten vor.

Über die Venae cerebri superiores und die Lacunenbildung des Sinus sagittalis superior beim Menschen fassen sich die Lehr- und Handbücher, soweit ich sehe, auffallend knapp. Alle erwähnen, daß die Vv. cerebri superiores in der Regel entgegen der Richtung des Blutstromes in den Sinus eintreten (Luschka 1867, Henle 1876, Gegenbaur 1896). Auch Knott (1882), der den Cerebralsinus des Menschen eine ausführliche Untersuchung widmete, gibt dasselbe an. Nach ihm treten die oberen Hirnvenen schräg durch die Sinuswand, wie der Ureter durch die Blasenwand. Wenn Henle sagt, daß die Stämme der Venae cerebri superiores sich in den Furchen der Hemisphären hielten, so denkt er dabei wohl nur an die lateralen Abschnitte derselben, erwähnt er doch selbst den stark rostralen Verlauf und die schräge Mündung, die für die hinteren Venen am ausgesprochensten sei. Gegenbaur spricht von vorderen Vv. cerebri superiores, die vom Stirnlappen kommen, mittleren aus der Umgebung der Centralfurche und hinteren vom Occipitallappen. Die ausgezeichnete Abbildung in Toldts (1903) Atlas zeigt diese Gruppierung ebenso wie den schrägen Vorwärtsverlauf aller oberen Hirnvenen. Dabei läßt sich auch hier erkennen, daß die vorderen Venen diese Steilheit am wenigsten ausgeprägt zeigen und bisweilen fast rechtwinklig münden (Henle 1876, Merkel 1885). Die Zahl der oberen Hirnvenen wird entsprechend den tatsächlich wechselnden Verhältnissen verschieden angegeben, im Minimum 8, im Maximum 15. Merkel tut der Angaben Brownings[1] Erwähnung, wonach zwei Gruppen von Venen zu unterscheiden seien, eine vordere und eine hintere. Erstere sollen in das erste Drittel, letztere in die beiden hinteren Drittel des Sinus eintreten und zwischen

[1] Die Spezialuntersuchung von Browning über »The veins of the brain and its envelopes« (Brooklin 1884), die Merkel erwähnt, war mir nicht zugänglich.

beiden oft ein 4—5 cm langer Zwischenraum bestehen, wo überhaupt keine Venen münden. Die spitzwinklige Mündung wird ihrem physiologischen Verhalten nach als eine Art Klappenverschluß aufgefaßt, der den Rückstrom des Blutes hindern soll (Henle, Knott, Merkel). — Über die Ontogenie dieser Hirnvenen finde ich nirgends in den neueren Arbeiten (Salzer 1895, Hochstetter 1903, Mall 1904, Dennstedt 1904, Grosser 1907) irgendwelche genauere Angaben. Nach Mall bildet sich der Sinus sagittalis susp. als eine Anastomosenkette von Venae cerebri paarig auf der Dorsalseite des Gehirnes aus, um dann mit dem anderseitigen zu verschmelzen.

Über das Verhalten der oberen Hirnvenen in der Wirbeltierreihe finden sich die reichsten Angaben bei Hofmann (1901), der Vertreter aller Klassen untersuchte. »Die Venen der dorsalen Seite des Großhirns ergießen sich bei der Mehrzahl der Gehirne zum größten Teil in den Sinus sagittalis superior. Bei den Fischen, wo die Sinusse noch vollständig fehlen, wird das Blut dieser Teile entweder durch eine eigene Vena cerebralis anterior (Rex) abgeführt oder strömt dem Foramen jugulare zu.« Für unsre Ableitungen kommen nur die Zustände, die Hofmann bei Amnioten fand, in Frage. Bei *Testudo graeca* treffen wir auf der Dorsalseite am medialen Rand der Großhirnhälften jederseits eine V. sagittalis superior, die eigentliche Fortsetzung der V. cerebri superior anterior, die jederseits in der Furche zwischen Hemisphäre und Bulbus olfactorius verläuft. Erst in der Gegend der Zirbeldrüse verschmelzen die Vv. sagittales superiores zu einem unpaaren Gefäß. »Der paarige Abschnitt der V. sagittalis sup. nimmt außer den Venen des Bulbus olfactorius noch die ganzen Venen der medialen sowie der oberen und der äußeren Seite der Großhirnhemisphärenoberfläche auf. Die stärksten dieser Venen, die man als Vv. cerebri sup. mediae bezeichnen kann, haben einen stark nach hinten und oben gerichteten Verlauf und münden unter sehr spitzem Winkel in die V. sagittalis sup., ja sie können sogar vor ihrer Einmündung eine Strecke weit nahezu parallel zu ihr und dicht neben ihr gelagert caudalwärts verlaufen.« Dieselbe Verlaufsrichtung kommt den Venae cerebri sup. posteriores zu. Ganz anders lauten die Angaben von den Vögeln (Huhn, Ente und Gans). Hier besteht ein unpaarer Sinus sagittalis superior. Die stärksten Venen der dorsalen Großhirnpartie werden durch die jederseits in rostraler Richtung verlaufende V. cerebri superior anterior dargestellt, welche sich in den Annulus venosus cerebri (Neugebauer) ganz nahe seiner Verbindungsstelle

mit dem Sinus sagittalis superior ergießt. Während seines Verlaufes an der dorsalen Mantelkante nimmt der Sinus eine größere Zahl unscheinbarer Vv. cerebri superiores mediae unter rechten Winkeln auf. An seinem caudalen Ende (resp. schon in den Sinus transversus) münden jederseits eine, seltener zwei hintere obere Hirnvenen. Von Säugetieren hat Hofmann Vertreter der Insectivora (*Erinaceus, Talpa*), Rodentia (*Lepus cuniculus, Cavia cobaya, Sciurus vulgaris*), Carnivora (Hund und Katze), Artiodactyla (*Capra hircus, Ovis aries, Cervus claphus, Bos taurus, Sus scropha*) und Perissodactyla (*Equus*) untersucht. Im einzelnen liegen die Verhältnisse recht verschieden. Ein Sinus sagittalis sup. ist noch nicht überall anzutreffen, öfters (*Talpa, Lepus*) findet sich noch eine Vena sagittalis sup. an seiner Stelle, die nur lose Verbindungen mit der auflagernden Dura mater besitzt. Auch die Zahl der oberen Hirnvenen wechselt stark. Die V. cerebri sup. ant. in der Abschnürungsfurche zwischen Riechkolben und Hemisphäre, die oben von Testudo beschrieben wurde, besteht deutlich erkennbar noch beim Igel, häufig aber ist sie nicht mehr so charakteristisch ausgeprägt, besitzt größeres Wurzelgebiet oder zeigt Verdoppelung. Sie stellt den Anfang des Sinus dar, indem an ihrer Mündung, die senkrecht oder spitzwinklig (Spitze nach hinten) erfolgt, der Sinus beginnt. Von dieser Vene abgesehen, münden die oberen Hirnvenen fast immer unter nahezu senkrechtem Winkel (*Erinaceus, Lepus, Cavia, Sus, Equus* usw.), die hinteren, von denen öfters ein Teil sich direkt in den Confluens sinuum oder den Sinus transversus ergießt, nehmen einen caudal gerichteten Verlauf. Abseits stehende Zustände zeigt *Talpa*, wo an der Außenseite des Großhirns eine sagittal nach vorn ziehende Vene, ähnlich wie bei den Vögeln, sich findet. Von Interesse sind auch parallel zum Sinus verlaufende Längsvenen, die mit den Vv. cerebri superiores anastomosieren und bei *Lepus cuniculus* einen Teil des Venenblutes direkt dem Confluens sinuum zuführen. Einzig beim Hund [1] sehen wir das Venenblut aus occipitaleren Gebieten (vordere Bogenwindungen, Inselgebiet) einer starken Vena cerebri superior media mit rostrader Verlaufsrichtung, aber nahezu senkrechter Mündung in den Sinus zuströmen.

Vergleichen wir diese und die freilich wenig ausführlichen, ähnlich lautenden Angaben Dennstedts (1904) für die Haussäugetiere mit unsern Feststellungen, so ergibt sich erstens, daß die

[1] Die Angaben Dennstedts widersprechen dem übrigens.

Verlaufsweise und die Zahl der oberen Hirnvenen der Primaten, besonders der niederen unter ihnen, ebenso charakteristische Unterschiede jenen andern Mammaliern gegenüber aufweisen, wie die Großhirnfurchung. Nirgends sonst bestehen jene charakteristischen Venenbahnen unsres sog. Venentrios. Überhaupt ist bei den Säugetieren excl. die Primaten eine geringere Relation zwischen der Verlaufsrichtung der Venen und dem Hirnfurchenverlauf festzustellen. Die zweite charakteristische Besonderheit diesmal nur der Anthropomorphen und des Menschen, den niederen Säugetieren gegenüber, betrifft die rostrade Verlaufsrichtung der oberen Hirnvenen und die Mündung in den Sinus entgegen der Richtung des Blutstromes[1]. Dies ist zweifellos eine höchst auffallende Tatsache, die ihre Parallele vielleicht nur in ähnlichen, freilich weit weniger ausgesprochenen Verhältnissen beim Hunde (nach den Angaben Hofmanns) besitzt. Die ursprüngliche Mündungsweise ist zweifellos jene spitzwinklige nach hinten, wie wir sie von den Reptilien kennen lernten, demgegenüber stellt bei fast allen Säugetierordnungen unsres Wissens der ziemlich rechtwinklige Eintritt, bisweilen nach kurzem intraduralem Verlauf, die Regel dar. Wesentlich andre Zustände finden sich nur bei den höchsten Primaten. Hier treffen wir als unbestreitbare Tatsache in der Regel eine Mündung wenigstens der hinteren und mittleren Vv. cerebri superiores unter spitzem Winkel in frontader Richtung. Nur die vordersten frontalen Venen treten noch nahezu senkrecht gegen den Sinus. Nachdem wir sahen, wie der charakteristische Furchungstypus der Primaten mit einem ziemlich charakteristischen Venenverhalten zusammenfällt und sich von den Zuständen andrer Mammalier unterscheidet, müssen wir wenigstens den Versuch machen, in dem differenten Verhalten des Anthropomorphengroßhirnes den niederen Affen und Halbaffen gegenüber einen Grund für die Erklärung im verschiedenen Verhalten der Venenbahnen zu suchen. Die Unterschiede im Großhirnbau der niederen Affen und der Anthropomorphen betreffen an der konvexen Fläche des Großhirns vorwiegend den Ausbau des sog. Parieto-occipitotemporalen Grenzgebietes (Flechsig), in dessen Bereich sich eine sehr auffallende Steigerung der Furchung vollzogen hat, die teilweise sogar zur Zerklüftung und zum Verschwinden der für die niederen Affen so charakteristischen Affenspalte führte. Diese Hirn-

[1] Nach Textfig. 6 scheint es, als ob sich *Ateles* bezüglich der hinteren Venen dem Anthropomorphenverhalten nähert. Ich muß es aber vorläufig dahingestellt sein lassen, ob dies ein regelmäßiges Vorkommnis ist oder nicht.

zone, nach neueren Forschungen das eigentliche Centrum des »Geistes«, die bei fast allen Untersuchungen der Gehirne hervorragender Männer sich am stärksten ausgebildet erwies (Fröriep 1909), hat bei den Anthropomorphen und dem Menschen eine bedeutende Ausdehnungsvergrößerung erfahren, nicht zum kleinsten Teil auf Kosten des Frontal- und Occipitallappens, von denen Teile, die ursprünglich eine dorsale Lage hatten, nun eine mehr apicale annahmen. Man braucht nur z. B. an die Verlagerung des Sulcus fronto-marginalis nach vorn oder der Fissura parieto-occipitalis nach hinten zu denken. Daß bei der Umbildung im Bereich der Fissura simiarum auch das Venenverhalten modifiziert werden konnte, ist von vornherein wahrscheinlich zu machen. Es wird uns also nicht wundern, daß wir jenes charakteristische Venentrio bei den höchsten Primaten vermissen. Wie weit freilich auch die Änderung der Verlaufsrichtung der Venen damit in Zusammenhang gebracht werden darf, entzieht sich zurzeit unsrer Kenntnis. Undenkbar ist es nicht, daß für die Ausbildung neuer rostral gerichteter Venen im Parietalbereich Umbildungsvorgänge am Anthropomorphengehirn maßgebend waren. Die Mündung der oberen Hirnvenen entgegen der Richtung des Blutstromes wird von den Autoren im Sinne einer Hemmungsvorrichtung zur Vermeidung eines Rückstromes der Blutwelle erklärt. Es ist wohl klar, daß bei Quadrupeden eine solche Einrichtung aus der ganzen Haltungsweise des Kopfes eher verständlich wäre als bei Formen, die ihren Kopf in der Regel aufrecht tragen. Dort aber finden wir von solchen Zuständen nichts, und damit dürfte jene Erklärung ihrer Berechtigung entbehren. Überhaupt ist es zurzeit unmöglich, die physiologische Bedeutung der geschilderten Verhältnisse zu deuten, mehr wie vage Vermutungen zu äußern steht uns nicht an. Der Experimentalphysiologie wird es unter Berücksichtigung der vergleichend-morphologisch erschlossenen Tatsachen vielleicht möglich sein, diese offene Frage der Klärung näher zu bringen.

Die zweite Unterschiedlichkeit der Anthropomorphen und des Menschen gegenüber den niederen Primaten betrifft das Verhalten des Sinus sagittalis superior. Diese Differenz ist keine prinzipielle, sondern nur eine graduelle. Seine seitlichen Ausweitungen, die Lacunae laterales, bei den niederen Affen nur wenig ausgebildet, nehmen erst bei den Menschenaffen stärkere Entfaltung. Zum Verständnis ihres Zustandekommens muß man sich erinnern, daß zu Seiten des Sinus beim Menschen, wie den Affen (wovon ich mich durch mikroskopische Präparate von Cercopitheciden überzeugen

konnte) und wohl allen Säugetieren (Dennstedt 1904) ein spongiöses Gewebe zwischen Endorhachis und Dura mater cerebri (i. e. S.) vorkommt, welches durch feine Kommunikationen mit dem Längsblutleiter zusammenhängt und eine Art cavernöser Bildung darstellt. Schon Luschka (1867) tut desselben für den Menschen Erwähnung. Die Entstehung dieses Gewebes wird aus der Ontogenie der Hirnsinus verständlich, die ursprünglich aus echten Venen und Venennetzen hervorgehen (Salvi 1898, Mall 1904). Streng genommen münden die Hirnvenen auch bei den Affen nicht direkt in den Längsblutleiter, sondern in diese schwammigen Räume zu seinen Seiten und durch diese fast immer in geradliniger Fortsetzung der Venenrichtung in den Sinus. Man wird kaum fehlgehen, wenn man die Lacunae laterales des Sinus als Ausweitungen solcher Mündungskanäle im cavernösen Nachbargewebe des Sinus auffaßt. Damit stimmt die Tatsache, daß sich solche Lacunen eben vor allem dort ausbilden, wo zahlreichere Venen münden. Schon bei *Ateles* sahen wir kleine Sinusanhänge in der Höhe der Fissura parieto-occipitalis medialis, bei Cercopitheciden kommen kleine Lacunen auch hauptsächlich in der Mündungsregion des Venentrios vor, während bei den Anthropomorphen und dem Menschen Lacunen in der Stirn- und Scheitelgegend hinzutreten, wo jetzt z. T. stärkere Venen münden, während die hinteren Lacunen eher kleiner werden. Es ist bekannt, daß auch bei manchen andern Säugetieren (Pferd) solche Lacunen (Parasinoidalräume nach Ellenberger-Baum, venöse Ampullen nach Trolard) als formenreiche Gefäßerweiterungen des Sinus sagittalis vorkommen (Hofmann 1901, Dennstedt 1904). Worin der ursächliche Faktor ihrer Entstehung zu sehen ist, das entzieht sich unsrer Kenntnis. Inwieweit etwa die Entfaltung des Sinus spheno-parietalis als lateraler Abflußbahn des Lacunenblutes damit zusammenhängt, kann ich nicht sagen, da ich leider auf diesen Punkt erst aufmerksam wurde, als ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte, aber auf eine andre auffallende Tatsache muß ich hier hinweisen, auf das Verhalten der Pacchionischen Granulationen, welches in unverkennbarer Relation zur Anordnung von Hirnvenen und Sinuslacunen steht.

4. Die Pacchionischen Granulationen und ähnliche Arachnoidealbildungen.

Nach dem gegenwärtigen Stand unsres Wissens sind die Granulationes arachnoideales (Pacchioni) beim Menschen normale Bildungen, welche kolbenartige Auswüchse der Arachnoidea darstellen, die im histologischen Bild aus einer oft mehrschichtigen Epithellage

und einem bindegewebigen Grundstock mit mehr oder weniger hochgradiger Verflüssigung bestehen. Fischer 1879, Trolard 1892 und Dennstedt 1904 haben sie gelegentlich auch bei einzelnen Haustieren beobachtet. Ihre Vorstufen, sog. arachnoideale Epithelknoten[1] haben Schmidt (1902) und sein Schüler Odyniec (1908) beim Menschen studiert und als mehrschichtige Epithelinseln im sonst einschichtigen Arachnoideaepithel (namentlich im spinalen) charakterisiert. Offenbar hat sie auch Trolard 1892 schon gesehen, der von weißen Flecken auf der Arachnoidea spinalis berichtet. Über ihre allmähliche Entfaltung in der Primatenreihe habe ich mich selbst (1908 b) kurz geäußert und meine Erfahrungen dahin zusammengefaßt, daß diese arachnoidealen Bildungen in der ganzen Primatenreihe sich nachweisen lassen, im Ausbildungsgrad aber eine große Inkonstanz und Variabilität bestehe, eine Feststellung, die wir ja auch für den Menschen jederzeit machen können. Epithelknoten in dem Arachnoideaepithel, die sich nur mikroskopisch nachweisen lassen, kann man bei Halbaffen und Affen an verschiedensten Stellen der Arachnoidea cerebri antreffen, sie fehlen oft bei einem Individuum an Stellen, wo sie bei andern vorhanden sind, bei dritten findet man sie diffus, bei noch weiteren gar keine. Irgendwelche Regelmäßigkeit festzustellen gelang mir nicht. Die zweite Stufe der Entfaltung stellt die kleine Pacchionische Granulation dar, die noch nicht bis zur Dura mater vor- und in diese eingedrungen ist. Sie besitzt eine dicke Epithelkappe und einen bindegewebigen Grundstock. Makroskopisch sind solche Zustände als Rauhigkeiten der Arachnoidea sichtbar und mit der Lupe lassen sich oft bereits die Einzelkölbchen feststellen. Solche Bildungen fand ich öfters in der Umgebung des oberen Endes der Fissura parieto-occipitalis medialis, z. B. bei *Ateles Geoffroyi* (Textfig. 6) und Schimpanse (Textfig. 16). Im letzteren Fall dehnten sie sich bis gegen die Centralfurche nach vorn hin aus. Abdrücke an der Innenfläche des Schädeldaches fehlen in solchen Fällen stets. Endlich wird die dritte Stufe durch größere und längere Zotten dargestellt. Das mikroskopische Bild läßt eine Verflüssigung des bindegewebigen Grundstockes, Konfluenz von Intercellularräumen und Ausdehnung des subarachnoidealen Raumes in die Zotten hinein erkennen, die nun ihrerseits, wie dies schon L. Meyer (1859 u. 1860) und Key und Retzius (1875) für den

[1] Damit identisch scheinen mir die sog. Epithelgranulationen der Arachnoidea zu sein, die L. Meyer 1859 beschreibt.

Menschen feststellten, die Dura mater durchdringen und sich entweder in die Lacunen und den Sinus oder in das Spatium epidurale (zwischen Endorhachis und eigentlicher Dura mater) ausdehnen. Selbstverständlich können solche Granulationen neben arachnoidealen Bildungen erster und zweiter Stufe vorkommen. Einmal sah ich solche Zotten, die, wie ich bemerken möchte, bei Affen niemals Verkalkungen und Verknöcherungen aufweisen, bei *Lemur* (Textfig. 4), ferner bei *Papio* (Textfig. 15) und öfters bei *Cercopithecus*-Arten (*C. campbelli, talapoin, ascanias* (Textfig. 7)), immer waren sie hier auf die Umgebung der Mündung des Venentrios beschränkt und verursachten an dieser Stelle Foveolae granulares an der inneren Fläche des Schädeldaches. Bei *Cercopithecus ascanias* (Textfig. 7) ragten sie in den erweiterten Sinus longitudinalis hinein. Auch beim Orang (Textfig. 3) bestand dieses Zottenpaket mit Prominenz in Lacunae laterales, daneben aber eine vordere Anhäufung, die in der Höhenlage etwa dem Gyrus postcentralis entsprach. Die charakteristische Lokalisation bei den Affen (den Anthropomorphen?) entsprechend der Mündungsstelle des Venentrios steht im Gegensatz zu dem Verhalten beim Menschen, wo an der oberen Hirnfläche diese Gebilde entlang dem ganzen Sinus sagittalis, namentlich aber in der Scheitelregion vorkommen, ganz abgesehen von andern Lokalisationen, wie der Gegend der Sylvischen Spalte, dem Pol des Temporal- und Occipitallappens und andern selteneren Stellen. Bei den Haustieren, z. B. dem Pferde, ist die Lokalisation der Granulationen, wie bei den niederen Primaten, auf hintere Bezirke der Großhirnhemisphären beschränkt (Trolard 1892 S. 200). Stets aber sind sie beim Menschen wie bei Tieren, was schon Ludw. Meyer erkannte, in der Umgebung von Blutbahnen, wir wollen genauer sagen von venösen Blutstraßen, gelagert, und es ist bekannt, wie gerade die Lacunen des oberen Pfeilsinus häufige Lokalisationsstellen abgeben. Die Beziehung der Granulationen zum Venensystem besteht auch bei den Affen und übrigen Säugetieren, nur ist sie entsprechend dem andern Venenverlauf hier eine andre.

Zum Verständnis der Granulationes arachnoideales scheint mir auch die Kenntnis des arachnoidealen Systems notwendig. Vor allem Sterzis (1901) gründliche Untersuchungen haben gezeigt, daß alle Hüllen des Centralnervensystems der Wirbeltiere phylo- wie ontogenetisch aus einer Bindegewebslage in der Umgebung desselben sich herleiten und daß das innere Periost des Schädels, welches bei den Säugetieren mit der Dura mater verklebt, eine Bildung sui

generis darstellt. Die ursprünglich einheitliche Bindegewebslage (Meninx primitiva) ist bei den Fischen durch einen Lymphraum von der Endorhachis getrennt. Bei allen höheren Wirbeltieren wird dieser Zustand in der Ontogenese durchlaufen, aber überwunden. Bei Amphibien und Sauropsiden teilt sich die Meninx primitiva in Dura mater und Meninx secundaria, bei den Säugetieren zerlegt sich die letztere weiter in Arachnoidea und Pia mater. Die Lymphräume zwischen diesen einzelnen Hüllen sind ebenfalls phylo- wie ontogenetisch verschiedenwertig. Als primärer Raum hat der Epi-(Peri-) duralraum zwischen Dura und Endorhachis zu gelten, der bei den Säugetieren bis auf kleinere endothelausgekleidete Räume schwindet, die Fischer (1879) u. Waldeyer (1880) auch beim Menschen feststellten. Zufolge der starken Dickenentfaltung der Dura mater ist diesem Raum bei den Säugetieren die Kommunikation mit andern Lymphspatien verlorengegangen. Ein sekundärer Raum ist der Sub-(Intra-)duralraum. Er bildet sich durch Konfluenz zahlreicher Intercellularräume zu einem weiten Lymphraum. Bei den Amphibien und Reptilien ist er noch von zahlreichen Trabekeln, den Resten jener Verbindungen von Dura und Meninx secundaria durchsetzt, bei den Vögeln und Säugern nehmen diese ab, — er wird mehr und mehr zu einer einheitlichen Höhle. Wie jeder höher differenzierte Lymphraum ist er von Endothel ausgekleidet, welches durch Umbildung aus Bindegewebszellen entstand. Während die eine äußere Lage der Dura mater innen aufruht, repräsentiert die andre, innere das Epithel der Arachnoidea. Der Name Arachnoidea ist aber erst dann zu brauchen, wenn im Innern der Meninx secundaria die Gewebsspalten sich mehrten und vergrößerten und so ein Spatium tertium oder sub-(intra-)arachnoideale entstand. Dasselbe ist aber keine einheitliche Höhle, noch immer bleiben Arachnoidea und Pia durch Trabekelmassen in Verbindung. Seine Ausgestaltung scheint mir in der Primatenreihe in aufsteigender Richtung im Fluß zu sein. Bei Prosimiern und auch bei niederen Affen ist die Arachnoidea weit schwerer von der Pia zu lösen, als bei den Anthropomorphen, die intraarachnoideale Flüssigkeit scheint dort relativ geringer zu sein als hier. Trolard gibt ersteres auch von den Haussäugetieren an. Die Folge der geringen Entwicklung des Subarachnoidealraumes äußert sich in stärkerer Abprägung der einzelnen Hirnwindungen an der Innen- und z. T. Außenfläche des Gehirnschädels, was unter den Primaten ganz besonders für die Prosimier gilt. Ich kann in Bestätigung der Beobachtungen Schwalbes (1904) angeben, daß bei

den Lemuren sich alle oberen Windungen des Gehirnes am Schädeldach innen sehr deutlich abprägen. Bei den niederen Affen ist das Windungsrelief am Schädeldach ebenfalls noch, aber freilich schwächer ausgesprochen[1]. Anders aber ist es, wie wir sahen, bei den Menschenaffen und dem Menschen. Hier finde ich die Arachnoidea selbständiger ausgebildet und das Spatium intraarachnoideale entschieden einheitlicher und voluminöser gestaltet.

Geben wir uns Mühe, aus diesen verschiedenen Feststellungen ein einheitliches Bild zu gewinnen, so läßt sich sagen, daß in der aufsteigenden Primatenreihe mit der stärkeren Entfaltung des Arachnoidealraumes eine Ausweitung der Venenbahn des Sinus sagittalis superior (Lacunae laterales) und eine Zunahme und höhere Differenzierung der arachnoidealen Wucherungen (Granulationen) statthat. Alle diese Fortbildungen werden verständlich unter einem einheitlichen funktionellen Gesichtspunkt. Die Versuche von Axel Key und Retzius, wie von Fr. Fischer haben gezeigt, daß die Pacchionischen Granulationen als Vorrichtungen angesehen werden müssen, die den Abfluß der Subdural- und Arachnoidealflüssigkeit in die Venenbahn vermitteln, umgekehrt aber ventilartig den Rückfluß von Blut in den Arachnoidealraum verhindern[2]. Es ist also durchaus verständlich, daß eine Zunahme arachnoidealer Flüssigkeit eine entsprechende Entfaltung der arachnoidealen Proliferationen ebenso wie bestimmter venöser Bahnen zur Folge haben wird. All dies dürfte seinerseits wieder eine Erscheinung sein, welche in letzter Linie auf die Größenentfaltung des Primatengehirnes zurückzuführen ist. — Beim Menschen gibt es neben Arachnoidealzotten, die in die Lacunae resp. in Sinusse proliferieren, gerade an der oberen Fläche der Dura mater, und zwar seitlicher als das Lacunengebiet des Sinus und ohne Beziehung zu Venae meningeae mediae oder dem Sinus spheno-parietalis, stets auch

[1] Auffallend stark, äußerlich womöglich fast deutlicher als bei Lemuren, ist es bei gewissen Neuweltaffen, ganz speziell der Gattung *Nyctipithecus*, wie ich vor kurzem an Objekten feststellen konnte, welche der reichen Sammlung des Herrn Professor Goldi in Bern angehören und auf die eingehen zu dürfen ich der großen Güte des Besitzers verdanke.

[2] Alle andern in der Literatur niedergelegten Anschauungen über die Bedeutung und Aufgabe der arachnoidealen Granulationen müssen dieser Erklärung gegenüber als unwahrscheinlicher zurücktreten. Namentlich kann die alte Meyersche Auffassung (1860), daß die Pacchionischen Granulationen quasi einen Fixationsapparat des Gehirnes darstellen, die von Trolard (1892) neuerdings zu begründen versucht wurde, wohl kaum in Betracht kommen.

solche, welche scheinbar keine Beziehung zu venösen Bahnen haben, wenngleich Trolard diese Tatsache bestreitet. Verfolgt man derartige Zustände aber genauer, dann läßt sich zeigen, wie gerade diese Wucherungen sich in das Schädeldach eingraben und die Lamina vitrea durchbrechen. Stets bleiben sie aber in der Diploëlage liegen und niemals durchsetzen sie die Lamina externa der Knochen. Dies beweist, daß auch im vorliegenden Fall eine Relation zu venösen Blutwegen, eben den Venen der Diploë, hergestellt wird[1]. Mit dieser Auffassung erscheinen also alle Zottenbildungen der Arachnoidea unter demselben funktionellen Gesichtspunkt. Die Arachnoidealgranulationen sind also wie die Zottenbildungen an den Plexus chorioidei zu beurteilen. Ob ihre Aufgabe nur eine rein filtratorische ist, scheint mir übrigens fraglich. Cytologische Studien zeigen, daß granuläre Einlagerung in ihren Epithelzellen vorkommen, die Drüsengranulis mindestens ähnlich sind, auch die Mehrschichtigkeit der Epithellage junger Wucherungen weist auf eine gewisse aktive Tätigkeit dieser Zellen hin, die wir zurzeit nicht näher präzisieren können. Ebenso haben wir zurzeit keine genügende Erklärung über den individuell so wechselnden Entfaltungsgrad dieser Bildungen, die sicher normale und regelmäßige Vorkommnisse darstellen und auch beim Kinde nie ganz vermißt werden.

Bemerkungen über Windungsprotuberanzen am Dach der Orbita.

Obigen Ausführungen, welche sich zum Teil mit dem Windungsrelief am Schädel der Halbaffen und Affen beschäftigten, möchte ich noch eine kleinere diesbezügliche Feststellung für den Menschen beifügen. Schon Schwalbe (1902) und neuerdings Landau (1909a) haben darauf aufmerksam gemacht, daß trotz der Dünne des Orbitaldaches und der starken Eingrabung von Impressiones digitata in seine obere cerebrale Fläche Windungsprotuberanzen gegen die Augenhöhle hin nicht vorkommen. Landau hat als Erklärung für diese Erscheinung, daß wohl »die Orbita die innere Gestaltung der Schädelhöhle beeinflußt und für die Entfaltung der letzteren ein räumliches Hindernis wird«[2], trotzdem aber keine Windungsprotuberanzen bestehen, den lichtvollen Gedanken geäußert, daß die Weichteile der Orbita wie ein Gelenkkopf, die Orbita selber wie eine Gelenkpfanne anzusehen seien. Dieser Auffassung wird man im großen ganzen beipflichten müssen. Nur gehen meine Erfahrungen nicht dahin, daß

[1] Wie ich nachträglich sehe, gibt dies schon Merkel 1885—1890, S. 79 an.
[2] Zitiert nach Schwalbe.

das äußere Windungsrelief am Dache der Orbita regelmäßig ganz fehle, vielmehr ist es garnicht so selten nur in sehr geringer Ausprägung nachzuweisen, sofern man statt der reinen Inspektion die digitale Palpation zur Untersuchung heranzieht, oder wie ich dies mehrfach tat, Ausgüsse mit weiß gefärbter Leimmasse anfertigt und diese dem besichtigenden Studium unterwirft. Man wird dann häufig, wie dies Fig. 8 auf Taf. I zeigt, eine Delle in dem Oberflächenteil dieser Ausgüsse feststellen können, die einem der Gyri orbitales entspricht und nicht selten auch deutlich die Asymmetrien erkennen läßt, welche gerade an diesem Teil des Orbitalhirnes so auffallend häufig sind (vgl. LANDAU 1909b). So kann eine zweckmäßige Methode Dinge sichtbar machen, die sonst nicht sichtbar sind. Es hängt dies damit zusammen, daß zufolge der Reflexion des Lichtes sich Rauhigkeiten und Ungleichheiten an einer konvexen Fläche, wie sie der Ausguß vom Orbitaldach gibt, immer leichter erkennen lassen als an einer Konkaven, wie sich die obere Wand der Orbita bei gewöhnlicher Inspektion darbietet.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Durchleuchtungsbild des Schädeldaches von *Semnopithecus cephalopterus* (Nr. 628 ♂) in photographischer Wiedergabe.

Fig. 2. Dasselbe von *Semnopithecus Kelaarti* (Nr. 616 ♂).

Fig. 3. - - *Cercopithecus ascanias* (Nr. 637).

Fig. 4. Vorderer Teil eines Gipsausgusses des Schädeldaches von *Semnopithecus cephalopterus* (Nr. 628 ♂) in photographischer Wiedergabe mit dem Verlauf von Hirnvenen (rechts eine, links zwei).

Fig. 5. Dasselbe von *Semnopithecus Kelaarti* (Nr. 616 ♂), auf jeder Seite ist eine Vene deutlich abgeprägt.

Fig. 6. Gipsausguß des Schädeldaches eines Orang utan (Nr. 585) mit sehr deutlichem Relief der Lacunae laterales und des Sinus sagittalis superior.

Fig. 7. Durchleuchtungsbild des Schädeldaches des Orang Nr. 585, von dem der Gipsausguß in Fig. 6 abgenommen wurde. Man sieht, wie verschiedene der Lacunae laterales zu einer wesentlichen Verdünnung des Knochens führten.

Fig. 8. Photographische Aufnahme der Fossa cranii anterior und eines Ausgusses der Orbitae mit weißgefärbter Gelatinemasse bei gleicher Beleuchtung auf einer photographischen Platte, um das Relief an Innen- und Außenfläche des Orbitaldaches beim Menschen zu zeigen.

Verzeichnis der benutzten Literatur[1].

1. Bluntschli, H. Über die Asymmetrie der Sinus transversi durae matris bei Menschen u. Affen. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 80. Vers. Cöln. 1908. S. 361—362. 1908a.
2. —— Versuch einer Phylogenese der Granulationes arachnoideales Pacchioni bei den Primaten. Ebenda S. 363—364. 1908b.
3. Dennstedt, A. Die Sinus durae matris der Haussäugetiere. Anatom. Hefte. I. Abt. Arb. aus anatom. Inst. Bd. XXV. (Heft 75). S. 1—96, 3 Taf., 3 Textfig. 1904.
4. Ecker, A. Über die Methoden zur Ermittlung der topographischen Beziehungen zwischen Hirnoberfläche und Schädel. Arch. f. Anthropol. Bd. X. S. 233—241. 1878.
5. *Ficalbi, E. Considerazione riassuntive sulle ossa accessorie del cranio dei Mammiferi e dell'uomo. Monitore Zool. ital. Anno I. No. 7 e 8. 1890.
6. Fischer, F. Untersuchungen über die Lymphbahnen des Centralnervensystems. Mediz. Dissert. Straßburg. 1879.
7. Froriep, Aug. Über den Schädel und andere Knochenreste des Botanikers Hugo v. Mohl. Arch. f. Anthropol. Bd. XXXVI. (N. Folge VIII). S. 124—145, 5 Taf., 5 Textabb. 1909.
8. Gaupp, E. Die Entwicklung des Kopfskelettes in Hertwigs Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III. 2. Teil S. 573—874. 1905. Vgl. S. 611, 613, 839.
9. Grosser, O. Die Elemente des Kopfvenensystems der Wirbeltiere. Verh. d. anat. Ges. 21. Vers. Würzburg. S. 179—192. 8 Fig. 1907.
10. Henle, J. Handbuch der syst. Anatomie des Menschen. Bd. III. 2. Aufl. Braunschweig. 1876. Vgl. S. 348 u. 352.
11. Hochstetter. Die Entwicklung des Blutgefäßsystems in Hertwigs Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III. 2. Teil. S. 21—166. 1901—1903. Vgl. S. 147 u. ff.
12. Hofmann, Max. Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. III. S. 239—299. 5 Taf., 6 Textfig. 1901.
13. Jacobius, Salo. Untersuchungen über das Hirnwindungsrelief an der Außenseite des menschlichen Schädels. Mediz. Dissert. Leipzig. 1906. 56 S.
14. *Key, Axel, u. Retzius, Gust. Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Bd. I. Stockholm. 1875. Fol.
15. Knott, J. T. On the cerebral sinuses and their variations. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI. p. 27—32. 1882.
16. Landau, E. Das Gehirnrelief der Fossa cranii anterior. Morph. Jahrb. Bd. XXXIX. S. 645—646. 2 Fig. 1909a.
17. —— Über die Orbitalfurchen bei den Esten. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. XII. S. 341—352. 3 Taf., 30 Textfig. 1909b.

[1] Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir trotz vielfacher Bemühungen im Original nicht zugänglich.

18. *Lesshaft. Grundlagen der theoretischen Anatomie. 1892.
19. v. Luschka, Hub. Die Anatomie des menschlichen Kopfes. Tübingen. 1867. Vgl. S. 247, 240 etc.
20. Mall, Franklin. On the development of the Blood-vessels of the brain in the human Embryo. Amer. Journ. of Anat. Vol. IV. p. 1—18, 3 Taf., 4 Textfig. 1904.
21. Mannu, Andr. Il confluente dei seni della dura madre, le sue variazion e il suo significato. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XXIV S. 304—397. 2 Taf., 18 Textfig. 1907.
22. Merkel, Fr. Handbuch der topographischen Anatomie. I. Bd. Braunschweig. 1885—1890. Vgl. S. 68, 79, 148 u. a.
23. Meyer, Ludw. Die Epithelsgranulationen der Arachnoidea. Virchows Archiv. Bd. XVII. S. 209—227. 1 Taf. 1859.
24. —— Über die Bedeutung der Pacchionischen Granulationen. Ebenda. Bd. XIX. S. 171—188 u. 288—320. 1 Taf., 1 Textfig. 1860.
25. Müller, Fr. W. Über die Beziehungen des Gehirns zum Windungsrelief (G. Schwalbe) an der Außenseite der Schläfengegend beim menschlichen Schädel. Archiv f. Anat. u. Phys., Abt. f. Anat. 1908. S. 57—118. 6 Taf.
26. Odyniec, A. Die Endothelknoten in der Arachnoidea spinalis und ihre pathol. Bedeutung. Med. Dissert. 30 S. 4 Fig. Zürich. 1908.
27. Retzius, Gust. Das Affenhirn in bildlicher Darstellung. 67 Taf. Jena. 1906.
28. Salvi, G. L'istogenesi e la struttura delle meningi. Atti Soc. Tosc. di sc. nat. Pisa. Memorie Bd. XVI. p. 187—228. 2 Tav. 1898.
29. Salzer. Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. S. 232—255. 1 Taf. 1895.
30. Schmidt, M. B. Über die Pacchionischen Granulationen und ihr Verhältnis zu den Sarcomen und Psammomen der Dura mater. Virchows Archiv Bd. CLXX. S. 429—464. 1 Taf. 1902.
31. Schultze, O. Über Sulci venosi meningei. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 13. Vers. S. 22. 1899.
32. —— Über Sulci venosi meningei des Schädeldaches. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. I. S. 451—452. 3 Taf. 1899.
33. Schwalbe, G. Über die Beziehungen zwischen Innenform und Außenform des Schädels. Deutsch. Arch. f. Klin. Med. Bd. LXXIII. S. 359—408. 5 Abb. 1902.
34. —— Über das Gehirnrelief des Schädels bei den Säugetieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. VII. S. 204—222. 2 Taf. 4 Textfig. 1904.
35. —— Über das Gehirnrelief der Schläfengegend des menschlichen Schädels. Ebenda. Bd. X. S. 1—93. 6 Taf., 7 Textfig. 1907.
36. —— Über das Windungsrelief des Gehirnes. Anatom. Anz. Bd. XXXIII. S. 33—44. 1908.
37. Smith, G. Elliot. On the morphology of the brain in the mammalia, with special reference to that of the Lemurs, recent and extinct. Transact. Linnean Soc. London. Zool. Vol. VIII. p. 319—432. 66 Textfig. 1903.
38. Sterzi, G. Intorno alla divisione della dura madre dall' endocranio. Monit. Zool. Italiano. Anno XIII. p. 17—21. 1902.
39. —— Gli spazi linfatici delle meningi spinali e il loro significato. Monit. Zool. Ital. Vol. XII. p. 210—216. 1901.

40. Sterzi, G. Ricerche intorno alla anatomia comparata ed all' ontogenia delle meningi. Considerazioni sulla filogenesi. Parte primo: Meningi midollari. Atti istit. Venet. Sc. lett. ed. art. Vol. LX. 1 Taf. 1900–1901.

41. Strasser, H. Über die Hüllen des Gehirns und Rückenmarks, ihre Funktion und Entwicklung. Comptes rendus de l'assoc. des anat. 3e session. Lyon. p. 175—184. 1901.

42. Toldt, C. Anatomischer Atlas. 3. Aufl. 5. Lief. Gefäßlehre. Berlin u. Wien 1903. Vgl. S. 689 u. 690.

43. Trolard, P. Les granulations de Pacchioni, les lacunes veineuses de la dure mère. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 28. p. 28—57 et 172—210. 1892.

44. Waldeyer, H. W. Beiträge zur Kenntnis der Lymphbahnen des Central-Nervensystems. Nach Untersuchungen von Dr. Fr. Fischer mitgeteilt. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVII. S. 362—366. 1880.

Fig. 1.

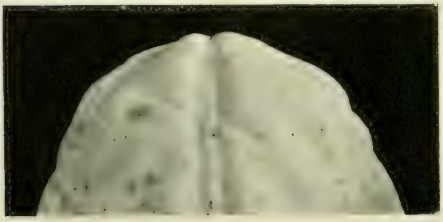


Fig. 4.

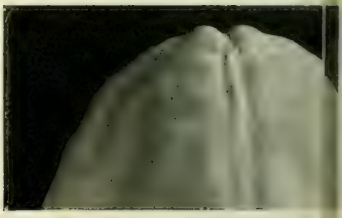


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Blantschli, phot. Verlag v

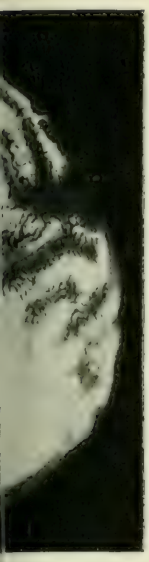


Fig. 3.

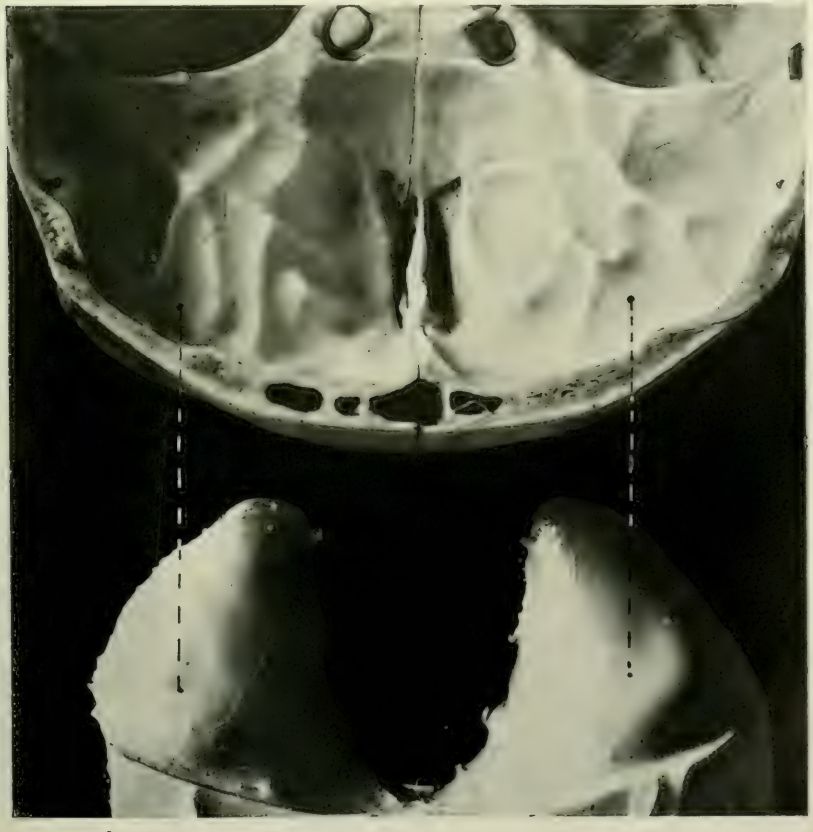


Fig. 8.

Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuß bei den Marsupialia, Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae.

Von

Dr. med. **Erna Glaesmer,**
Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

Mit 36 Figuren im Text und Tafel II—IV.

Einleitung.

Der vorliegenden Arbeit ging eine Veröffentlichung voraus, die unter dem Titel »Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere« im 38. Band, Heft 1 und 2, des »Morphologischen Jahrbuchs« erschienen ist. Im zuerst behandelten »speziellen Teil« jener Veröffentlichung besprach ich die Unterschenkel- und Fußmuskulatur der Monotremata und einiger Marsupialia. Der darauffolgende »allgemeine Teil« brachte kurzgefaßte Notizen über die entsprechende Muskulatur bei höheren Säugetieren und zeigte im Anschluß daran in groben Umrissen die Entwicklung, welche die einzelnen Muskeln innerhalb der Säugetierreihe durchgemacht haben.

Auch die vorliegende Arbeit zerfällt in einen »allgemeinen« und »speziellen Teil«.

Der »allgemeine Teil«, den ich hier an die Spitze stelle, stimmt in seinen prinzipiellen Fragen mit den s. Z. erhaltenen Resultaten überein. Er baut jedoch das dort als vorläufige Mitteilung Gebrachte näher aus, begründet es ausführlicher, nimmt zu verschiedenen, dort unentschieden gebliebenen Fragen bestimmtere Stellung, modifiziert einzelne andre und illustriert die einzelnen phylogenetischen Phasen der Muskeln mit schematischen Abbildungen. Der »spezielle Teil« der vorliegenden Arbeit ist deskriptiver Natur und bespricht die Unterschenkel- und Fußmuskulatur von weiteren Marsupialia, ferner

einzelnen Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae. Er ist somit eine Fortsetzung des speziellen Teils der früheren Veröffentlichung.

Da sich meine Untersuchung nicht, wie ursprünglich geplant war, über die ganze Säugetierreihe erstreckt, sondern zahlreiche Ordnungen unberücksichtigt läßt, ziehe ich es vor, den Titel der vorliegenden Arbeit auf die untersuchten Abteilungen zu spezialisieren.

Meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. M. Fürbringer, bin ich für die Überlassung des reichlichen, zum Teil sehr kostbaren Materials, für das große Interesse an meinen Untersuchungen und die Förderung, die er mir zuteil werden ließ, zu großem Danke verpflichtet. Ebenso danke ich an dieser Stelle Herrn Professor Dr. E. Goeppert für das liebenswürdige Interesse und die Anteilnahme an dieser Arbeit.

Inhalt.

Seite

Einleitung 149
Allgemeiner Teil 151
I. Oberflächliche Muskelgruppe 152
1. Der mediale Gastrocnemius, der laterale Gastrocnemius und der Soleus 152
2. Der Plantaris und der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis 161
II. Tiefe Muskelgruppe 173
1. Der Popliteus 173
2. Der Flexor tibialis und der Flexor fibularis 175
3. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis 183
4. Der Tibialis posticus 189
5. Der Quadratus plantae 190
6. Die Lumbricales 191
Spezieller Teil 191
I. Marsupialia 191
1. *Perameles obesula* 191
2. *Phascolomys* 196
3. *Didelphys marsupialis* 198
4. *Didelphys crassicaudata* 201
5. *Dasyurus maculatus(?)* 202
6. Zusammenfassung 206
7. Vergleichend anatomische Bemerkungen 212
II. Insectivora 215
1. *Erinaceus europaeus* 215
2. *Talpa europaea* 221
3. *Sorex araneus* 224
4. *Macroscelides* 226

Seite
5. Besprechung der Literatur über andre Insectivora 228
6. Zusammenfassung 229
7. Vergleichend anatomische Bemerkungen 234
III. Edentata 236
1. *Orycteropus aethiopicus* 236
2. *Manis* 240
3. *Bradypus tridactylus* 245
4. *Myrmecophaga jubata* 249
5. *Dasypus sexcinctus* 257
6. *Tolypeutes tricinctus* 261
7. *Chlamydophorus truncatus* 264
8. Zusammenfassung 268
9. Vergleichend anatomische Bemerkungen 273
IV. Prosimiae 276
1. *Lemur rufifrons* 276
2. *Galago galago* 280
3. *Stenops tardigradus* 282
4. *Perodicticus potto* 285
5. Zusammenfassung 287
6. Vergleichend anatomische Bemerkungen 292
V. Simiae 294
1. *Hapale penicillatus* 294
2. *Ateles variegatus* 297
3. *Ateles ater* 299
4. *Cebus monachus* 300
5. *Cynocephalus doguera* 301
6. *Cynocephalus hamadryas* 303
7. *Cercopithecus petaurista* 304
8. *Macacus sinicus* 306
9. *Hylobates variegatus* 306
10. *Simia satyrus* 310
11. *Anthropopithecus troglodytes* 312
12. Zusammenfassung 314
13. Vergleichend anatomische Bemerkungen 321
VI. Einige Muskelvarietäten bei *Homo* 323
Literaturverzeichnis 325
Erklärung der Abbildungen 333

Allgemeiner Teil.

In diesem Teil sowohl, als auch im speziellen hat es sich als zweckmäßig ergeben, die hier zu behandelnden Muskeln statt nach den aufeinanderfolgenden Regionen (Unterschenkel, Sohle) nach ihrer oberflächlicheren und tieferen Lage und ihrer entwicklungsgeschichtlichen Zusammengehörigkeit zu behandeln. Demnach teile ich die Muskeln in zwei Hauptgruppen:

1. Die oberflächlich vom N. tibialis gelegenen Muskeln: medialer, lateraler Gastrocnemius, Soleus, Plantaris und oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis.
2. Die unter dem N. tibialis gelegenen Muskeln: Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis, tiefer Kopf des Flexor digitorum brevis, Tibialis posticus, Quadratus plantae und Lumbricales.

I. Oberflächliche Muskelgruppe.

1. Der mediale, laterale Gastrocnemius und der Soleus.

Der mediale Gastrocnemius.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Derselbe war stets vorhanden. Ein Fehlen des Muskels habe ich hier niemals beobachtet. Auch von andern Beobachtern wird er bei Säugetieren stets angegeben.

Ursprung.

In bezug auf seinen Ursprung ist der mediale Gastrocnemius innerhalb der Säugetierreihe einer der konstantesten Muskeln. Er entspringt regelmäßig vom medialen Epicondylus oder Condylus femoris.

Verlauf und Insertion.

In zahlreichen Fällen verbindet sich der mediale Gastrocnemius wie bei *Homo* mit dem lateralen. Sehr häufig bleibt er jedoch bis zum Calcaneus herab selbständig und inseriert für sich allein, neben der Insertionsstelle des lateralen Gastrocnemius oder auch des Soleus an der Hinterseite des Tuber calcanei. (Näheres Verhalten siehe im folgenden.)

Der laterale Gastrocnemius.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Ebenso wie der mediale, so war auch der laterale Gastrocnemius stets vorhanden. Ein Fehlen des Muskels habe ich innerhalb der Säugetierreihe niemals beobachtet.

Ursprung.

Bei *Homo* entspringt der Muskel vom lateralen Condylus femoris. Derselbe Ursprung besteht in der Regel bei den Simiae, Prosimiae, den Edentata und Insectivora.

Anders bei den Marsupialia und Monotremata.

Bei letzteren entspringt der Muskel von dem schaufelförmigen Fortsatz der Fibula, bei den Marsupialia von der Fibula, dem Ligamentum genu collaterale fibulare, dem fibularen Meniscus und dem lateralen Condylus femoris, also außer den bei den höheren Säugetieren und den Monotremata üblichen Ursprungsorten auch noch von dazwischen gelegenen Strecken.

Auf diese Weise bildet der laterale Gastrocnemius der Marsupialia eine Zwischenstufe zwischen dem der höheren Säugetiere und dem der Monotremata.

Dieses Verhalten legt den Gedanken nahe, daß der laterale Gastrocnemius bei den Vorfahren der Säugetiere vielleicht überhaupt vom Unterschenkel entsprang und erst im weiteren Verlaufe seiner Entwicklung auf das Femur gewandert ist. Eine Stütze findet diese Vermutung in dem ähnlichen Verhalten des Popliteus.

Die Arbeiten von Fürst (1903) und Taylor und Bonney (1905) beweisen an der Hand eines, auch niedrige Wirbeltiere umfassenden Materials, daß auch der Popliteus ursprünglich nur vom Unterschenkel entsprang und erst allmählich auf das Femur gelangt ist.

Verlauf und Insertion.

Die Beziehungen des lateralen Gastrocnemius zum medialen sind innerhalb der Säugetierreihe sehr wechselnde. Zuweilen verbindet sich der laterale Gastrocnemius wie bei *Homo* mit dem medialen.

In andern Fällen vereinigt sich nur ein Teil des lateralen Gastrocnemius mit dem medialen, in noch weiteren bleibt der Muskel während seines ganzen Verlaufes selbständig.

Die Insertion erfolgt in allen Fällen an der Hinterseite des Tuber calcanei. (Näheres Verhalten siehe im folgenden.)

Der Soleus.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Ein Fehlen des Soleus ist innerhalb der Säugetierreihe verhältnismäßig häufig zu beobachten, so z. B. bei den Monotremata, den Marsupialia und einigen Insectivora.

Bei den Monotremata und Marsupialia ist der Muskel augenscheinlich überhaupt noch nicht ausgebildet. Höchstens wird er durch spärliche Fasern repräsentiert.

Bei den Insectivora hingegen ist der Soleus häufig ein sehr kräftiger, gut ausgebildeter Muskel, so daß sein gelegentliches Feh-

len innerhalb dieser Ordnung wohl am ehesten durch einen Reductionsprozeß zu erklären sein wird.

Ursprung.

In bezug auf seinen Ursprung ist der Soleus innerhalb der Säugetierreihe ein sehr konstanter Muskel. Sein regelmäßiger Ursprungsort ist das Capitulum der Fibula; er kann aber außerdem noch Ursprungsfasern von der Tibia und Membrana interossea haben.

Verlauf und Insertion.

In seinen Beziehungen zum lateralen und medialen Gastrocnemius verhält sich der Soleus sehr wechselnd.

Zuweilen bleibt er vollständig isoliert, tritt weder mit dem medialen, noch mit dem lateralen Gastrocnemius in Verbindung, sondern inseriert für sich an der Hinterseite des Tuber calcanei, vor der Insertionsstelle der Gastrocnemii.

In andern Fällen vereinigt er sich mit dem lateralen Gastrocnemius oder nur einem Teil dieses Muskels.

Endlich kommen Fälle vor, in welchen, wie bei *Homo*, die Ausbildung eines Triceps surae erfolgt. Die drei Muskeln bilden eine gemeinsame Sehne, die Achillessehne, welche an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert.

Die Anheftung des Soleus an die beiden Gastrocnemii kann in verschiedener Weise erfolgen. Bald vereinigt sich der Soleus als Muskel mit den Muskelbäuchen der beiden Gastrocnemii, und aus der gemeinsamen Muskelmasse geht die Achillessehne hervor, bald bildet er eine eigne Sehne, die sich sodann mit der Sehne der beiden vorigen Muskeln zur Achillessehne vereinigt.

Beziehungen zwischen dem medialen, dem lateralen Gastrocnemius und dem Soleus.

Bei einer zusammenhängenden Betrachtung des distalen Verhaltens dieser drei Muskeln, sowie der Beziehungen, in die sie zueinander treten, ergibt sich folgendes:

Bei *Homo* treten sie in innige Beziehung zueinander, und zwar verbindet sich erst der mediale Gastrocnemius mit dem lateralen, dann gesellt sich zu der gemeinsamen Sehne auch noch die des Soleus. Die so entstandene Achillessehne ist ziemlich lang und inseriert am Tuber calcanei.

Ein ähnliches Verhalten ist auch bei den Simiae und Prosimiae

zu beobachten. Nur besteht insofern ein Unterschied, als häufig nicht die Sehnen es sind, welche sich vereinigen, sondern durch Vermittlung von sehnigen Scheidewänden die Muskelbäuche. Der so entstandene Triceps surae bleibt dann häufig bis an den Calcaneus herab muskulös, eine Achillessehne fehlt oder ist nur sehr kurz. Besonders bei den anthropoiden Affen ist ein solches Verhalten häufig.

Ein Triceps surae, in ähnlicher Ausbildung wie bei *Homo*, ist ferner bei den meisten Insectivora anzutreffen. Bei einigen Insectivora aber fehlt der Soleus. Wahrscheinlich ist er in diesen Fällen durch einen Rückbildungsprozeß verlorengegangen, denn er ist bei den meisten Insectivora ein kräftiger, wohlausgebildeter Muskel. Bei seinem Fehlen vereinigen sich nur die beiden Gastrocnemii zu einer gemeinsamen Sehne.

Sehr selten ist die Ausbildung eines Triceps surae bei den Edentata. Wenn es zu einer solchen kommt, dann erfolgt der Anschluß des Soleus an die beiden Gastrocnemii gewöhnlich erst nahe am Calcaneus. Die gemeinsame Sehne inseriert wie bei *Homo* am Tuber calcanei. Einzelne Fasern der Gastrocnemii setzen sich zuweilen in die Plantarfascie fort.

Bei den meisten Edentata, ferner bei allen Marsupialia und Monotremata kommt es jedoch keineswegs zur Ausbildung eines Triceps surae. Die Beziehungen der Muskeln zueinander können in diesen Fällen recht verschiedenartige sein.

Der Soleus kann zum Beispiel, wie das bei den meisten Edentata der Fall ist, recht kräftig entwickelt sein, aber vollständig isoliert von den beiden Gastrocnemii bleiben und auch selbständig am Tuber calcanei inserieren, während die beiden Gastrocnemii sich zu einer gemeinsamen Sehne vereinigen und hinter dem Soleus am Tuber calcanei inserieren.

Oder der Soleus verbindet sich nur mit einem Teil des lateralen Gastrocnemius, während der zweite Teil des lateralen Gastrocnemius mit dem medialen Gastrocnemius in Verbindung tritt. So entstehen statt einer Achillessehne zwei Sehnen, die nebeneinander am Tuber calcanei inserieren. (Siehe *Orycteropus aethiopicus*.)

Wieder in einem andern Fall vereinigt sich der Soleus mit dem ganzen lateralen Gastrocnemius. Der mediale Gastrocnemius aber bleibt isoliert und inseriert selbständig am Tuber calcanei. Auch hier bestehen statt einer Achillessehne zwei nebeneinander am Tuber

calcanei inserierende Sehnen, die aber etwas anders zusammengesetzt sind, als in dem vorigen Fall. (Siehe *Chlamydophorus truncatus*.)

Weiter bestehen Fälle, in welchen der Soleus fehlt. Der mediale und laterale Gastrocnemius aber verbinden sich zu einer gemeinsamen Sehne, welche am Tuber calcanei inseriert. (Bei den meisten Marsupialia und *Ornithorhynchus*.)

Endlich sind solche zu beobachten, wo der Soleus fehlt, der mediale und laterale Gastrocnemius dabei zwei selbständige Muskeln bleiben, die mit je einer eignen Sehne nebeneinander am Tuber calcanei inserieren. (Bei vielen Marsupialia und bei *Echidna*.)

Diesen Verhältnissen gegenüber ist eine Vergleichung mit den bei *Homo* beobachteten Varietäten interessant, die vielfach die im Vorhergehenden beschriebenen Befunde wiederspiegeln. In bezug auf Varietäten beziehe ich mich an dieser Stelle sowie im Folgenden besonders auf Testut (1884) und Le Double (1897). Hauptsächlich sind da zu nennen:

1. Das gelegentliche Fehlen des lateralen Gastrocnemius oder die Reduction desselben zu einem Sehnenstrang.

   Le Double erwähnt von Tieren, bei denen das Fehlen des lateralen Gastrocnemius beobachtet worden ist, nur Reptilien und Vögel.
2. Die Verdoppelung der Gastrocnemii.
3. Die Gastrocnemii sind selbständige Muskeln und inserieren unabhängig voneinander am Tuber calcanei.

   Le Double gibt an, daß bei Männern der schwarzen und gelben Rasse die Vereinigung der Gastrocnemii tiefer unterhalb des Kniegelenks erfolgt als bei den Männern der weißen Rasse. Von Säugetieren gibt Le Double unter andern das Murmeltier und die Ratte an, bei welchen sich ähnliche Verhältnisse vorfinden. Eine bis nahe an das Tuber calcanei gehende Trennung ist aber auch von Duvernoy (1855) bei drei Orangs beobachtet worden.
4. Es besteht ein dritter Kopf des Gastrocnemius, der nach Testut »témoigne d'une tendance de l'un des deux jumeaux à se fusionner avec l'autre en une masse indivise, disposition qui s'accuse plus nettement et se réalise même chez quelques Vertébrés inférieurs. Déjà chez quelques oiseaux on voit le jumeau interne s'insérer non seulement sur le condyle interne, mais prolonger ses insertions sur tout l'espace qui sépare les deux condyles, et atteindre le condyle externe«.

5. Der Soleus bleibt unabhängig von den Gastrocnemii.

Nach Le Double erfolgt die Bildung der Achillessehne, das heißt die Vereinigung des Soleus mit den Gastrocnemii, bei den farbigen Rassen tiefer als bei den weißen.

6. Der Soleus fehlt.
7. Verdoppelung des Soleus.

Die unter 1, 2, 4 und 7 aufgezählten Varietäten habe ich bei den von mir untersuchten Säugetieren nicht vertreten gefunden.

Die unter 3 erwähnte habe ich bei *Echidna,* vielen Marsupialia und bei einzelnen Edentaten, die unter 5 geschilderte bei den meisten Edentaten, die unter 6 beobachtete bei den Monotremata, den Marsupialia und bei einigen Insectivora vorgefunden.

Gegenbaur, M. Fürbringer und Strassburger teilen die menschlichen Varietäten in zwei große Gruppen ein, nämlich solche, die ererbte Rückschlagsbildungen repräsentieren und uns somit Einblicke in die phylogenetische Entwicklung tun lassen (primäre, konservative, embryonale und atavistische Varietäten), und in solche, für die keine solchen Parallelen bisher gefunden wurden und wahrscheinlich auch nicht zu finden sind, die wir vielmehr als neu erworbene Gebilde auffassen müssen (sekundäre, progressive, adaptive Varietäten). Die unter 3, 5 und 6 aufgezählten Varietäten sind also ersichtlich atavistische Varietäten, die übrigen wohl progressive oder adaptive. Merkwürdig ist unter den letzteren die Verdoppelung des Muskels, die wohl durch eine Längsspaltung zustande gekommen ist.

Versuch einer phylogenetischen Entwicklung des Triceps surae.

Wenn man diese verschiedenen, im Vorhergehenden aufgezählten Befunde miteinander in Beziehung und in systematische Reihenfolge zu bringen sucht, dann wird einem die Entscheidung, welchen derselben man als primitivsten auffassen sollte, nicht leicht.

Es liegt ja selbstverständlich nahe, die Befunde eines im allgemeinen tief stehenden Tieres als primitiver anzusprechen, als die eines hochstehenden. Allein die Stellung und allgemeine Entwicklungshöhe eines Tieres ist kein unbedingt zuverlässiger Anhaltspunkt. Denn manches tiefstehende Individuum hat vielleicht unter dem Zwange äußerer Verhältnisse eine weitgehendere Änderung seiner Extremitäten und Extremitätenmuskeln erfahren, als ein hochstehendes, das die von den gemeinsamen Vorfahren eingeschlagene Richtung beibehalten hat.

Nun ergibt sich aber ein wichtiges Vergleichsmoment in dem Verhalten der Muskulatur bei niedrigen Wirbeltieren. Eine eingehende Untersuchung derselben ist mir zwar nicht möglich. Aber schon eine flüchtige Betrachtung zeigt, daß die auf dem Unterschenkel gelegenen Muskeln der niederen Wirbeltiere bedeutend einfachere Verhältnisse haben, daß vor allem auch die Zahl der Muskeln eine geringere ist.

Es liegt also der Gedanke nahe, daß die zahlreicheren Muskeln der höheren Wirbeltiere wenigstens zum Teil durch Spaltung, bzw. Längsteilung ursprünglich einheitlicher Muskelmassen entstanden sind.

Wenn man aber diesen Gedanken festhält, dann ergibt sich als natürliche Entwicklungsreihe eine solche, wie sie durch die nebenstehende schematische Darstellung veranschaulicht wird.

Fig. 1 zeigt als einfachsten Befund die bei *Ornithorhynchus* bestehenden Verhältnisse. Der mediale Gastrocnemius entspringt vom Femur, der »laterale« von der Fibula. Beide haben eine gemeinsame Endsehne. Vom Soleus ist noch keine Spur vorhanden.

Allmählich wandert der Hauptteil des »lateralen Gastrocnemius« auf das Ligamentum genu collaterale fibulare. Nur wenige Fasern behalten den Ursprung von der Fibula bei. Jener Hauptteil ist der in seiner Wanderung auf den Oberschenkel begriffene laterale Gastrocnemius der höheren Säuger. In den auf dem Unterschenkel verbliebenen Fasern ist der Anfang des Soleus zu suchen. Dieses Stadium wird durch Fig. 2 veranschaulicht. Es findet sich bei den Marsupialia.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erstarken die auf dem Unterschenkel verbliebenen Fasern des lateralen Gastrocnemius immer mehr und mehr und werden so zum Soleus der höheren Säugetiere, während der Hauptteil des Muskels vollends auf das Femur tritt. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung eines Triceps surae, wie er bei *Homo*, den Simiae und Prosimiae und einigen Insectivora besteht. Dieses Stadium wird durch Fig. 3 veranschaulicht.

Wodurch die Wanderung des Muskels vom Unterschenkel auf das Femur verursacht wird, ist nicht ersichtlich. Vielleicht sind es ähnliche veranlassende Momente, welche den Popliteus zu der gleichen Wanderung bewogen haben.

Es ist aber anderseits auch möglich, daß die Wanderung des Popliteus mehr infolge der Notwendigkeit einer Drehung des Unterschenkels zustande kam, die des lateralen Gastrocnemius aber mehr

Phylogenetische Entwicklung des medialen, des lateralen Gastrocnemius und des Soleus. Schematisch dargestellt.

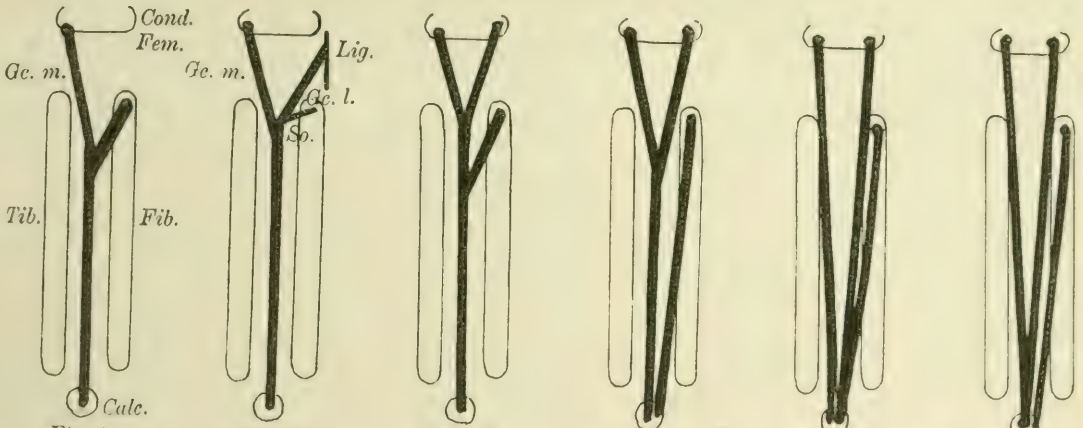


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

Die dargestellten Verhältnisse finden sich bei den Tieren:	Ornithorhynchus.	Marsupialia.	Einige Insectivoren, Prosimiae, Simiae, Homo.	Manis, Myrmecophaga jub.	Chlamydophorus trunc.	Bradypus trid., Dasypus sexc., Tolypeutes tric.

dem Bedürfnis einer Vergrößerung des Muskels zur Hebung des Fußes auf die Zehen entsprach.

Die Tatsache der Wanderung von Muskelursprüngen ist allgemein bekannt geworden, ebenso, daß der Muskel dabei gern den durch den geringsten Widerstand bestimmten Bahnen folgt. Er kann aber auch, wie es in diesem Falle der laterale Gastrocnemius tut, über straffe Ligamente, die zwei Knochen verbinden, bis auf den Nachbarknochen hinwegwandern. Die Ursache solcher Wanderungen scheint in der Regel die Notwendigkeit funktioneller Anpassungen zu sein.

Die bei *Homo* erreichte und durch Fig. 3 veranschaulichte Entwicklungsstufe der drei Muskeln hat bei andern Tieren, die im allgemeinen eine bedeutend tiefere Stellung einnehmen, eine Weiterbildung im Sinne einer weiteren Aufspaltung und Isolierung der Muskeln erfahren.

So kann sich der Soleus vollständig von den Gastrocnemii abtrennen und selbständig am Calcaneus inserieren. Dieser Fall ist bei verschiedenen Edentaten verwirklicht und wird durch Fig. 4 veranschaulicht. Oder der mediale Gastrocnemius spaltet sich ab, während der laterale mit dem Soleus vereint bleibt, wie dies bei *Chlamydophorus truncatus* der Fall ist. Siehe Fig. 5.

Endlich kann die Isolierung der Muskeln so weit gehen, daß jeder mehr oder weniger selbständig wird. Dieser Fall wird durch Fig. 6 veranschaulicht. Er kommt bei einzelnen Edentata vor, z. B. bei manchen Dasypodidae, bei denen höchstens dicht oberhalb des Calcaneus eine Vereinigung der Muskeln erfolgt.

Wenn man sich den Sinn dieses ganzen Entwicklungsganges vergegenwärtigt, der darin zu liegen scheint, aus zusammengehörigen und zusammenhängenden Muskeln mehr oder weniger selbständige Individuen zu schaffen, so wird man sich als den bei den Vorfahren der Säugetiere bestehenden Urzustand des menschlichen Triceps surae einen Muskel vorstellen müssen, der vielleicht als einheitliche Masse zum Calcaneus verlief.

Etwas diesem Zustand Ähnliches dürfte jene Varietät sein, welche Testut bei *Homo* unter dem Namen eines gastrocnémien à trois chefs beschreibt. (Siehe die sub 4 auf Seite 156 aufgezählten Varietäten und den Passus »témoigne ainsi d'une tendance de l'un des deux jumeaux à se fusionner avec l'autre en une masse indivise« usw.).

Durch meine neuen Untersuchungen bin ich also zu einem

andern Resultat gelangt als s. Z. (1908), wo ich annahm, die drei Muskeln seien ursprünglich selbständig gewesen und erst später zum Triceps surae verschmolzen.

Einfluß der Lebensweise auf die Entwicklung.

Ein Versuch, zwischen der Lebensweise der Tiere und der damit verbundenen Funktion der Extremitäten einerseits, der Ausbildung der Gastrocnemii und des Soleus anderseits bestimmte Beziehungen herauszufinden, fällt negativ aus.

Die Vereinigung der beiden Gastrocnemii findet sich sowohl bei kletternden, wie grabenden und schwimmenden Tieren.

Die Ausbildung zweier selbständiger Gastrocnemii kommt bei grabenden und kletternden Tieren vor.

Der Soleus fehlt sowohl bei grabenden, wie kletternden und schwimmenden Formen.

Diese geringe Beeinflußbarkeit der angegebenen Muskeln durch die Funktion läßt vermuten, daß ihre Tätigkeit keine fein spezialisierte und der jeweiligen Lebensweise besonders angepaßte ist, sondern allgemein in der Streckung des Fußes besteht. Aus dem Verhalten dieser Muskeln sind also bestimmtere Schlüsse auf Funktion der Extremitäten und Lebensweise der Tiere nicht möglich.

2. Der Plantaris und der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.

Der Plantaris.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Der Plantaris ist innerhalb der Säugetierreihe meistens vorhanden. Zuweilen fehlt er jedoch, so bei den Monotremata, einzelnen Simiae, besonders den anthropoiden, und zuweilen bei *Homo*. Das Fehlen kann in zweifacher Weise gedeutet werden. Entweder der Muskel hat sich noch nicht ausgebildet, oder er war ausgebildet gewesen, hat aber wieder eine Rückbildung erfahren. Bei den oben erwähnten Simiae und gelegentlich bei *Homo* ist der Muskel sicher durch einen Reductionsprozeß verlorengegangen. Von den Monotremata ist das nicht mit der gleichen Bestimmtheit zu behaupten. Da aber ein dem Plantaris ähnlicher Muskel schon bei niederen Wirbeltieren existiert, so glaube ich, daß auch bei den Monotremata das Fehlen des Muskels in der nämlichen Weise zu erklären sein wird.

Ursprung.

Der Plantaris ist in seinem Ursprunge ein verhältnismäßig konstanter Muskel, aber nicht so konstant wie der mediale Gastrocnemius. Sein typischer und häufigster Ursprungsort ist der laterale Condylus femoris. Meist ist er hier eine kurze Strecke weit mit dem lateralen Gastrocnemius verwachsen.

Bei den Marsupialia, aber auch bei andern Säugetieren, kann er von dem Ligamentum genu collaterale fibulare und dem fibularen Meniscus entspringen.

Wahrscheinlich ist auch er, ebenso wie der Soleus, durch Abspaltung vom lateralen Gastrocnemius entstanden und mit diesem vom Unterschenkel auf das Femur gewandert. In dem Ursprung vom Ligamentum genu collaterale fibulare ist demnach auch hier ein primitiverer Zustand zu erblicken.

Verlauf und Insertion.

In bezug auf Verlauf und Insertion lassen sich für den Plantaris zwei Haupttypen unterscheiden:

1. Der Plantaris wird von den beiden Gastrocnemii bedeckt und inseriert mit der Achillessehne gemeinsam am Tuber calcanei. Er setzt sich nicht in die Planta fort. Dieser Fall ist bei *Homo*, ferner bei *Manis*, *Myrmecophaga jubata* (vgl. spez. Teil) und *Troglodytes niger* verwirklicht.
2. Der Plantaris setzt sich in die Planta fort. In diesem Fall wird seine Sehne etwa in der Mitte des Unterschenkels noch von den beiden Gastrocnemii bedeckt. Distalwärts aber gewinnt sie eine immer mehr und mehr oberflächliche Lage. In der Höhe der Malleolen liegt sie medial von der Achillessehne in derselben Ebene wie diese, dann verläuft sie über das Tuber calcanei, wobei sie die Insertionsstelle der beiden Gastrocnemii und des Soleus (wenn ein solcher vorhanden ist) vollständig zudeckt, in die Planta. Zuweilen gleitet die Sehne frei auf dem Tuber calcanei. In ihrer Lage wird sie dann durch Faserzüge festgehalten, welche beiderseits steigbügelartig vom Tuber nach der Fascie des Unterschenkels ziehen. Ein Schleimbeutel ist dann gewöhnlich zwischen ihr und dem Knochen zu beobachten. Manchmal aber heftet sich die Sehne selbst mit einigen Fasern am Tuber an.

   In der Planta geht sie entweder:

a) in eine dünne Fascie, wie bei vielen Marsupialia und Insectivora, oder
b) in eine derbere Aponeurose, wie bei vielen Simiae und Prosimiae, oder
c) in eine kräftige Sehne über, welche sich in die perforierten Sehnen der Mittelphalangen aufteilt. Der letzte Befund findet sich bei den meisten Edentata.

Zwischen diesen verschiedenen Arten von Befunden kommen Übergangszustände vor. So geht zum Beispiel gelegentlich nur ein Teil der Sehne des Plantaris in die Plantarfascie über, ein zweiter Teil bildet perforierte Sehnen. Oder die Sehne des Plantaris verbindet sich mit der der Gastrocnemii und geht mit diesen gemeinsam in die Plantarfascie oder -Aponeurose über.

Die bei *Homo* beobachteten Varietäten können sich sowohl im Fehlen des Muskels, als auch in einem wechselnden Verhalten seines Ursprunges und seiner Insertion äußern. Hauptsächlich sind als Varietäten zu nennen:

1. Das Fehlen des Muskels. Der Plantaris fehlt häufig, häufiger allerdings bei der weißen Rasse als bei den farbigen. Manchmal ist er zu einer Sehne reduziert.
2. Die Verdoppelung des Muskels.
3. Der Ursprung kann bald oberhalb, bald unterhalb des Condylus femoris erfolgen, zum Beispiel von der Bifurcation der Linea aspera, vom Ursprungskopf des lateralen Gastrocnemius, oder vom Ligamentum genu collaterale fibulare, der Kniegelenkskapsel, der Aponeurose des Popliteus, der Fibula, der Unterschenkelfascie.
4. Der Muskel kann mit seiner Sehne in dem zwischen oberflächlichen und tiefen Muskeln der Hinterseite des Unterschenkels gelegenen Fettzellgewebe endigen. (Im Varietätenbuch des hiesigen anatomischen Institutes findet sich eine ähnliche Varietät verzeichnet. Der Muskel endet noch in der oberen Hälfte des Unterschenkels in der Fascie.)

   Oder die Plantarissehne teilt sich in zwei Bündel, deren eines in die Plantaraponeurose übergeht, während das andre wie gewöhnlich mit der Achillessehne am Calcaneus inseriert und Ähnliches.

Von diesen Varietäten erinnert das Fehlen des Plantaris, der Ursprung vom Ligamentum genu collaterale fibulare, der Ursprung

vom lateralen Gastrocnemius und der Übergang in die Plantaraponeurose an Befunde, wie sie bei Säugetieren vorkommen.

Sie wären demnach als atavistische Varietäten zu bezeichnen.

Wie die übrigen einzureihen sind, ist von weiteren Untersuchungen abzuwarten; es ist möglich, daß manche derselben noch den atavistischen zuzuzählen sein werden.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis kann häufig fehlen, so bei vielen Marsupialia, Insectivora und Edentata.

Sein Fehlen könnte eine zweifache Erklärung finden:

Entweder ist der Muskel noch nicht entwickelt, oder er ist wieder verloren gegangen.

Während sich beim Plantaris durch Vergleich mit andern Tieren und Tierordnungen bis zu einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit entscheiden läßt, welcher der beiden Fälle vorliegt, hat das bei diesem Muskel seine Schwierigkeiten.

Wenn der Plantaris bei allen Prosimiae und den meisten Simiae gut entwickelt ist, bei den anthropoiden Affen aber fehlt, so liegt es natürlich nahe, anzunehmen, er sei bei diesen einer Rückbildung anheimgefallen.

Nicht so bei dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis. Dieser Muskel ist innerhalb derselben Tierordnungen, ja manchmal bei eng verwandten Tieren in wechselnder Weise bald vorhanden, bald nicht, so daß sich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit nicht erkennen und aufstellen läßt.

Ursprung.

Der Ursprung des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis ist nicht konstant.

Bei *Ornithorhynchus* und, wenn er vorhanden ist, auch bei *Echidna* entspringt der Muskel vom Tuber calcanei.

Bei allen Marsupialia, bei denen ein oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis entwickelt ist, ferner bei den meisten Prosimiae fand ich den Muskel nur von der Innen-, d. h. Dorsalseite der Plantarfascie bzw. -Aponeurose entspringen. Bei den Simiae bekommt der Muskel, ebenso wie bei *Homo*, außer den von der Plantaraponeurose entspringenden Muskelfasern in der Regel auch noch Ur-

sprungsfasern vom Tuber calcanei. Einzelne vom Tuber calcanei entspringende Muskelfasern kommen aber auch schon bei einigen Insectivora vor.

Insertion.

Auch die Insertion des Muskels ist keine konstante. Bei den Monotremata, aber auch bei *Manis,* geht der Muskel mit seinen Sehnen in die Sehnenscheiden der Zehen über, ohne perforierte Sehnen zu bilden. Bei den meisten Säugetieren aber funktioniert er als ein Flexor perforatus. Sehr selten versorgt er jedoch alle Zehen von der 2. bis 5., wie bei *Homo,* vielmehr helfen ihm als Synergisten in wechselnder Weise bald der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis, bald der Plantaris. (Näheres siehe unter »Die phylogenetische Entwicklung des Plantaris und des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis«, ferner »Beziehungen zwischen dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis« und »Entstehung der Perforation«.)

Die bei *Homo* beobachteten Varietäten des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis können sich im Fehlen des Muskels sowie in einem vom normalen Zustand abweichenden Verhalten des Ursprungs und der Insertion äußern.

Der Muskel entspringt bei *Homo* vom Calcaneus und der Plantaraponeurose und gibt vier Sehnen ab, welche die perforierten Sehnen für die lateralen vier Zehen bilden.

Die häufigsten Varietäten sind folgende:

1. Vollständiges Fehlen des Muskels.
2. Verminderung der Zahl seiner Sehnen auf drei, die an den drei, dem Hallux zunächst gelegenen Zehen inserieren. Die fünfte Zehe wird dann meist von einem, von der Sehne des Flexor tibialis entspringenden Muskelbündel, das also dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis entspricht, versorgt.
3. Vermehrung der Zahl der Sehnen, so daß eine Zehe zwei Sehnen empfängt.
4. Die Sehnen werden nicht perforiert. Dieser Fall ist nur an der fünften Zehe beobachtet. Die Insertion der nicht perforierten Sehne erfolgt selbständig oder auch zuweilen mit der tiefen Sehne gemeinsam an der Endphalanx.
5. Der oberflächliche Beuger kann sich muskulös mit dem tieferen verbinden, oder die perforierte und perforierende Sehne derselben Zehe vereinigen sich.

Von den aufgezählten Varietäten sind die ersten wohl atavistische.

Die unter 1 angeführte Varietät ist als Normalbefund bei Säugetieren recht häufig; einen Befund, welcher der unter 3 erwähnten Varietät ähnlich ist, habe ich (1908) bei *Dasyurus hallucatus* beschrieben. Auch bei *Lacerta ocellata* gibt der Flexor perforatus je zwei Sehnen ab.

Die unter 2 genannte Varietät nennt Le Double »une disposition simienne par excellence«.

Das stimmt nur annähernd. Ich habe einen der oben beschriebenen Varietät genau entsprechenden Befund bei den Affen überhaupt nicht beobachtet und auch in der Literatur nicht verzeichnet gefunden. Es ist möglich, daß er gelegentlich vorkommt, er ist jedoch sicherlich sehr selten und verdient die Bezeichnung »disposition simienne par excellence« keineswegs.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis ist bei den Affen im allgemeinen schwächer als bei der bei *Homo* häufigen Varietät und versorgt meist nur eine bis zwei Zehen, während der von der Sehne des Flexor tibialis entspringende tiefe Kopf dementsprechend stärker ist und die übrigen Zehen versorgt. Eine dem Affentypus genau entsprechende Varietät scheint bei *Homo* selten zu sein. Ich habe eine solche im vorigen Wintersemester gefunden und bespreche sie am Schluß der Arbeit.

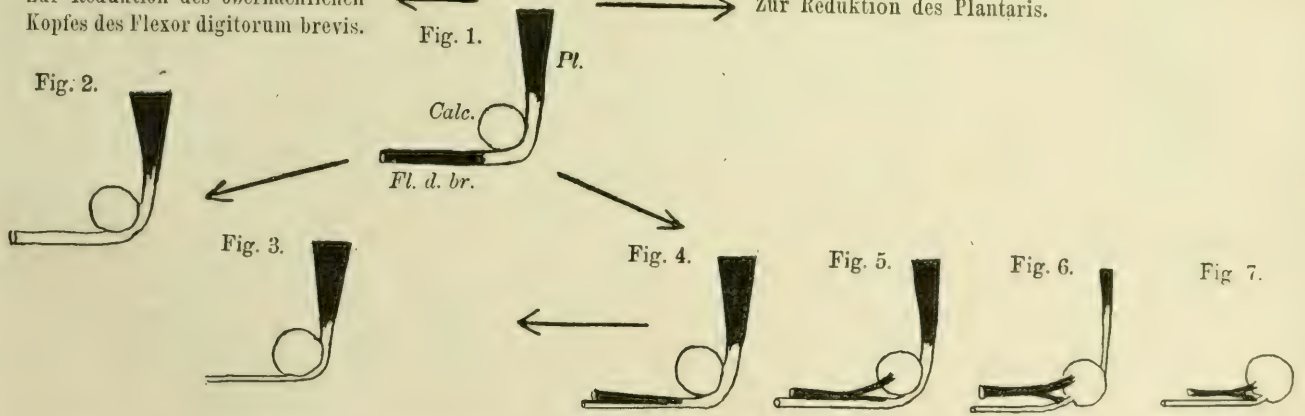
Den unter 4 beschriebenen Fall habe ich an der fünften Zehe von Orang beobachtet. Die in Frage kommende Sehne stammt aber nicht vom oberflächlichen, sondern vom tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis. Statt sich in zwei Zipfel zu teilen, bleibt die Sehne ungeteilt und inseriert, wie die des tiefen Beugers, mit dem sie in der Gegend des distalen Interphalangealgelenkes in Verbindung tritt, an der Endphalanx.

Den unter 5 beschriebenen Fall führt Le Double auf bei niedrigen Wirbeltieren vorkommende Verhältnisse zurück, bei denen die langen und kurzen Zehenbeuger zu einer einzigen Muskelmasse, der »Pronato-flexor mass« von Humphry, verschmolzen sind. Die Verschmelzung des »Flexor digitorum brevis« mit den tiefer gelegenen Beugern wird auch von andern Autoren noch vielfach erwähnt. Alle Angaben muß man aber sehr vorsichtig aufnehmen und genauestens prüfen. Denn sehr selten wird in den Bezeichnungen ein Unterschied zwischen dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf gemacht, die sich in ihrem distalen Verhalten, dem Perforiertwerden und der Insertion an den Mittelphalangen, vollständig gleichen und auch sehr

Zur Phylogenie des Plantaris und des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis.

Schematische Darstellung. (Muskeln schwarz, Sehnen weiß.)

Zur Reduktion des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis. ← → Zur Reduktion des Plantaris.



Talpa europ., Sorex araneus, Macroscelides, Orycteropus aethiop., Dasypus sexc., Tolypeutes tric., Chlamydophorus trunc.

Didelphys mars., Didelphys crassic., Phascolomys, Trichosurus vulpec.

Erinaceus europ.

Didelphys cancr., Lemur rufifrons, Lemur macaco, Galago galago, Hapale penn., Cynocephalus doguera et hamadryas, Cercopithecus petaur.

Stenops tardigrad.

Manis, Myrmecophaga jub., Troglodytes niger, Homo.

Ateles variegat. et ater, Hylobates variegat., Simia satyrus, Homo (als Varietät).

häufig miteinander in Verbindung treten. (Näheres siehe unter »Beziehungen zwischen dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis«.)

Die phylogenetische Entwicklung des Plantaris und des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis.

Bei *Homo* ist kein Zusammenhang zwischen dem Plantaris und dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis zu beobachten. Daß ein solcher aber ursprünglich bestanden hat, läßt sich auf Grund der verschiedenen Befunde, welche innerhalb der Säugetierreihe anzutreffen sind, vermuten.

Gern würde ich, ausführlicher als in der vorhergehenden Arbeit, Befunde bei niedrigen Wirbeltieren zum Vergleiche heranziehen. Bei verschiedenen derselben ist nämlich ein Muskel, der an den Plantaris der Säugetiere erinnert und von den Autoren auch vielfach mit diesem Namen belegt wird, anzutreffen. Dieser Muskel erscheint zuweilen vom Unterschenkel bis in die Planta fleischig und könnte als ein Urzustand, bei dem Plantaris und oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis noch eine einheitliche, zusammenhängende Muskelmasse bilden, aufgefaßt werden.

Da die Homologien der Muskeln aber doch zu unsichere sind und nicht einwandfrei feststehen, muß ich auf diese Vergleichspunkte verzichten und will als primitivsten und Ausgangszustand lieber einen Befund annehmen, wie er bei *Erinaceus europaeus* vorkommt. (Siehe schematische Darstellung S. 167. Auf dieser sind Medianschnitte durch Unterschenkel und Fuß gedacht, so daß die in Frage kommenden Muskeln sich als Längsschnitte darstellen.)

Es muß vorausgeschickt werden, daß die auf der schematischen Darstellung S. 167 gebrachte Zusammenstellung nicht etwa einen Stammbaum der Säugetiere darstellen soll. Sie soll nur zeigen, wie sich der Plantaris und der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis stufenweise weitergebildet haben könnten, wenn man den bei *Erinaceus* bestehenden Befund als primitivsten annimmt.

Der Grund, warum ich *Erinaceus* zum Ausgangspunkt nehme, ist der, daß sich von ihm alle andern in weit natürlicherer Weise ableiten lassen, als etwa von einem Vertreter der Monotremata oder der Marsupialia. Es ist ja nicht unmöglich, daß sich *Erinaceus* trotz seiner höheren Stellung in mancher Hinsicht primitivere Extremitätenmuskeln bewahrt hat als die durch veränderte Funktion der

Extremitäten und Lebensweise stark beeinflußten Monotremata und Marsupialia.

Beim Igel bildet der Plantaris (siehe Fig. 1 der schematischen Darstellung S. 167) etwa in der Mitte des Unterschenkels eine Sehne, welche frei über das Tuber calcanei verläuft, wo sie vom Abgleiten durch Sehnenzüge abgehalten wird, welche von der Sehne selbst aus nach den beiden Malleolen ziehen. Vom Tuber tritt die Sehne in die Planta, wo sie unmittelbar in den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis übergeht, so daß beide Muskeln zusammen ein morphologisches Aussehen wie etwa der M. digastricus im Trigonum submaxillare des Menschen darbieten. Die oberflächliche Partie der Sehne geht in eine schwache Plantarfascie aus.

Von diesem Befund lassen sich alle andern in einfacher Weise ableiten, und zwar ist die Entwicklung der beiden Muskeln in der Hauptsache nach zwei Richtungen erfolgt, die uns als Gegensätze in die Augen springen.

Die eine Richtung führt zur Reduction des Plantaris (auf der schematischen Darstellung S. 167 die rechts von *Erinaceus* dargestellte Richtung), die andre zur Reduction des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis bei wohlausgebildetem Plantaris (die links von *Erinaceus* dargestellte Richtung).

Nicht alle Befunde lassen sich selbstverständlich unmittelbar von dem als primitiv angenommenen ableiten. So schließen sich, wie wir auf dieser schematischen Darstellung sehen, einige Marsupialia, Prosimiae und Simiae (Fig. 4) und einige Insectivora und Edentata (Fig. 2) zwar eng an *Erinaceus* an, hingegen leitet sich der Muskel einiger Marsupialia (Fig. 3) offenbar von dem unter Fig. 4 dargestellten her usw.

Aus dem bei *Erinaceus* bestehenden Verhalten könnte sich das als Fig. 4 angegebene auf die Weise entwickelt haben, daß die oberflächlich liegenden Partien des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis mit der Plantarfascie in Verbindung treten und verwachsen. Der Plantaris befreit sich allmählich vom direkten Zusammenhang mit dem distalen Brudermuskel und behält nur noch die unmittelbare Fortsetzung in die Plantarfascie bei, von deren Innen- bzw. Dorsalseite nunmehr der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt. Durch Vermittlung der Plantarfascie behält der Plantaris jedoch immerhin noch einigen Einfluß auf die Bewegung der Zehen. Er ist also dementsprechend in allen diesen Fällen verhältnismäßig kräftig entwickelt.

Die soeben geschilderten Verhältnisse finden sich zum Beispiel bei *Didelphys cancrivora, Lemur rufifrons, Lemur macaco, Galago galago, Hapale penicillatus, Cynocephalus doguera* et *hamadryas* und *Cercopithecus petaurista.*

Im weiteren Verlauf der Entwicklung zeigt sich das Bestreben, den Plantaris zu reduzieren, immer deutlicher. Der oberflächliche Kopf entspringt nicht mehr nur von der Plantaraponeurose, sondern nimmt zum Teil auch vom Tuber calcanei Ursprung. Siehe Fig. 5. Ebenso läuft die Sehne des Plantaris nicht mehr frei über das Tuber calcanei, sondern heftet sich dort zum Teil an.

Der Einfluß des Plantaris auf die Beugung der Mittelphalangen ist dadurch bedeutend verringert, seine Beziehung zur Plantaraponeurose aber noch erhalten. Ein solches Stadium habe ich bei *Stenops tardigradus* beobachtet.

Ein folgendes Stadium wird dann durch Fig. 6 veranschaulicht. Es ist bei *Manis, Myrmecophaga jubata, Troglodytes niger* und *Homo* zu beobachten. Der recht dünn gewordene Plantaris setzt sich nicht mehr in die Plantaraponeurose fort, hat also keine Beziehung zum oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis mehr, sondern inseriert mit dem Triceps surae, dessen Synergist er auf diese Weise geworden ist, am Tuber calcanei. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt gemeinsam mit der Plantaraponeurose, mit der er am Ursprunge verwächst, von der Plantarseite des Tuber calcanei.

Ein letztes Stadium, Fig. 7, zeigt den Plantaris vollständig reduziert. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis und die Plantaraponeurose aber verhalten sich wie im vorigen Fall. Dieses Stadium ist bei *Ateles variegatus* et *ater, Hylobates variegatus* und *Simia satyrus* zu beobachten. Es ist auch häufig als Varietät bei *Homo* anzutreffen.

In diesen schematischen Figuren konnte auf die Stärke des oberflächlichen Kopfes keine Rücksicht genommen werden. In Wirklichkeit ist der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis bald stärker, bald schwächer entwickelt und wird in seiner Funktion von dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis unterstützt. (Siehe »Beziehungen zwischen dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis«.)

Die Reduction des Plantaris einerseits und die wechselnde Stärke des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis anderseits scheinen in keinem ursächlichen Zusammenhange zu stehen.

Während es also in der soeben angegebenen Entwicklungsrichtung zur Reduction des Plantaris kam, führt die andre Richtung (siehe Fig. 2 und 3 der schematischen Darstellung S. 167) zur Reduction des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis. Von diesen zwei Befunden schließt Fig. 2 eng an *Erinaceus* an, während Fig. 3 nicht direkt aus dem bei *Erinaceus* bestehenden Verhalten, wohl aber aus dem als Fig. 4 dargestellten zu erklären ist.

Den bei einigen Marsupialia vorkommenden, als Fig. 3 gezeichneten Befund kann man sich aus dem unter Fig. 4 gebrachten sehr leicht so entstanden denken, daß der nach und nach immer schwächer werdende oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis schließlich ganz zugrunde geht. Tatsächlich fehlt dieser Muskel bei *Didelphys marsupialis, crassicaudata, Phascolomys* und *Trichosurus vulpecula* vollständig und wird funktionell durch den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis vertreten. Der Plantaris selbst geht nur in die Plantarfascie über.

Der in Fig. 2 dargestellte, bei mehreren Insectivora und Edentata vorkommende Zustand leitet sich dagegen von dem als Fig. 1 gezeichneten ab, indem der ganze oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis zu einer Sehne umgewandelt wird, welche sich in Einzelsehnen aufspaltet, die als perforierte an den Mittelphalangen der Zehen inserieren, wie es sonst der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis tut. Auch in diesem Fall ist es zu einer vollständigen Reduction des Flexor digitorum brevis gekommen, aber sowohl der Weg, auf dem dies erreicht wurde, ist ein verschiedener, als auch der Effekt. Denn in dem Fall Fig. 2 ist der Plantaris selbst zum perforierten Beuger geworden, während in dem Fall Fig. 3 einer der tiefen, unterhalb des N. tibialis gelegenen Muskeln, der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis, die Rolle des perforierten Beugers übernommen hat.

Zwischen diesen Haupttypen bestehen Vermittlungsstadien, die aber der besseren Übersichtlichkeit wegen hier nicht angegeben sind.

Einfluß der Funktion auf die Ausbildung des Plantaris.

Ein Versuch, zwischen der Lebensweise der Tiere und der Funktion der Extremitäten einerseits, der Ausbildung des Plantaris anderseits Beziehungen herauszufinden, fällt im Gegensatz zu dem Verhalten der Gastrocnemii und des Soleus durchaus positiv aus.

So pflegt der Plantaris im allgemeinen bei springenden Tieren kräftiger entwickelt zu sein als bei solchen, die nicht springen.

Die für *Homo* charakteristische Insertion des Muskels am Calcaneus und die vollständige Isolierung der Plantaraponeurose vom Plantaris ist offenbar die Folge des aufrechten Ganges und der rechtwinkeligen Abknickung des Unterschenkels zum Fuß. Denn ich habe sie vorzüglich bei Tieren gefunden, die als Sohlengänger geschildert werden, oder bei denen, wie bei *Manis*, geradezu angegeben wird, sie gingen als Sohlengänger auf den Hinterbeinen.

Der Übergang des Plantaris in die Plantaraponeurose ist besonders bei Tieren, welche klettern, zu beobachten. So bei vielen Marsupialia, Prosimiae, Simiae. Er wird aber auch bei kletternden Raubtieren angegeben. (Mivart 1881).

Der Übergang des Plantaris in perforierende Sehnen fällt besonders bei Grabern auf, zum Beispiel: *Perameles obesula, Talpa europaea, Orycteropus aethiopicus, Dasypus sexcintus, Chlamydophorus truncatus.* Es ist aber auch hier Vorsicht geboten, denn ein solches Verhalten des Plantaris wird auch bei Huftieren beschrieben. (Ellenberger und Baum 1900).

Wie sehr gerade der Plantaris ein Produkt der Funktion ist, ist dagegen wieder bei *Bradypus tridactylus* zu sehen. Bei diesem Tier, das sein ganzes Leben in den Zweigen der Bäume hängend verbringt, hat der Plantaris eine Veränderung erfahren, in der er kaum wiederzuerkennen ist. Seine Sehne verwächst nämlich mit der des Flexor tibialis, des Flexor fibularis und mit Sehnen des Quadratus plantae zu einer einzigen mächtigen Sehne, welche sich in Teilsehnen für die Endphalangen spaltet. Dagegen zeigt der Triceps surae ein Verhalten, wie es auch andre Edentata aufweisen.

Diese individuelle Modifizierung des Plantaris erscheint in höchstem Grade zweckmäßig. Ein Plantaris, der die Zehen unmittelbar beherrscht, ist imstande, durch Flexion derselben den Fuß schaufelförmig zu krümmen, wodurch er für seine Funktion, die von den Vorderfüßen aufgescharrte Erde hinter sich zu werfen, wie das zum Beispiel der Maulwurf tut, durchaus geeignet wird.

Ein Plantaris, der in die Plantaraponeurose ausläuft und dadurch die Haut der Planta zu spannen imstande ist und außerdem auf die Flexion von Zehen Einfluß hat, prädisponiert sicherlich zur Kletterfunktion.

Bei *Bradypus* stellt sich der Muskel in den Dienst der Hauptfunktion, der Krümmung der Endphalangen.

Während also die verschiedene Ausbildung der beiden Gastrocnemii und des Soleus nur wenig unter dem Zwange funktioneller

Anpassungen zustande gekommen zu sein scheint, ist der Plantaris ganz besonders ein Ausdruck der Lebensweise, eine Art Werkzeug, das die Arbeit des Tieres charakterisiert.

Daraus ergibt sich ein wichtiger Unterschied in der Bedeutung dieser beiden Muskelschichten für die Beurteilung der allgemeinen Phylogenie der Tiere. Während aus dem Verhalten der Gastrocnemii und des Soleus bis zu einem gewissen Grade auf die allgemeine Entwicklungshöhe eines Tieres geschlossen werden darf, ist das im Hinblick auf den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis nur mit größter Vorsicht zulässig. Bei einer Anordnung und Einreihung der von mir untersuchten Tiere nach dem Verhalten der Gastrocnemii und des Soleus erhält man auch tatsächlich einen Stammbaum, der den heutigen Auffassungen über die Phylogenie der Säugetiere etwa entsprechen könnte. Eine Anordnung der Tiere nach dem Verhalten des Plantaris und des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis ergibt dagegen, wie aus der schematischen Darstellung S. 167 ersichtlich, das bunteste Nebeneinander. Einzelne Ordnungen, wie besonders die Edentata, erscheinen ganz auseinandergerissen, anderseits kommen Insectivora neben Edentata, Marsupialia neben Prosimiae, Edentata neben Simiae usw. zu stehen. Plantaris und oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis bilden somit ein vorzügliches Beispiel für scheinbare Verwandtschaften, scheinbare zootomische Parallelen, die nach M. Fürbringer (1887) als die Ergebnisse zufällig übereinstimmender sekundärer Anpassungen entfernt stehender Tiere keinen Schluß auf intimere Verwandtschaftsverhältnisse erlauben.

II. Tiefe Muskelgruppe.

1. Der Popliteus.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Der Popliteus fehlt innerhalb der Säugetierreihe zuweilen. Da er ein sehr alter Muskel zu sein scheint, der nach Fürst (1903) und Taylor und Bonney (1905) schon bei niedrigen Wirbeltieren vorhanden ist, so ist anzunehmen, daß sein gelegentliches Fehlen bei Säugetieren durch einen Rückbildungsprozeß zustande gekommen sein wird.

Ursprung.

In bezug auf seinen Ursprung zeigt der Popliteus eine ähnliche Inkonstanz, aber auch eine ähnliche Stufenfolge in seiner Entwicklung wie der laterale Gastrocnemius.

Bei den Monotremen entspringt der Muskel von der Fibulaschaufel und inseriert an der medialen Tibiakante.

Bei den Marsupialia entspringt er teils von dem Fibulakopf, teils schon etwas höher: vom lateralen Kniebund und vom Epicondylus femoris.

Bei den Edentaten kann er fehlen. Wenn er vorhanden ist, dann entspringt er vom knorpligen Femurcondylus oder vom lateralen Epicondylus. Bei *Myrmecophaga* ist in seine Ursprungssehne ein Sesamknorpel eingelagert.

Bei den Insectivoren und allen höheren Wirbeltieren nimmt er Ursprung vom lateralen Epicondylus femoris.

Nur bei *Stenops tardigradus* fiel mir besonders auf, daß der Popliteus (ebenso der Flexor fibularis und Tibialis posticus) vom lateralen Meniscus und dem Ligamentum genu collaterale fibulare entspringt. Taylor und Bonney sprechen auch bei *Lemur* von einem Ursprung des Popliteus von der Fibula, was ich bei meinem Exemplar nicht bestätigt fand. Es ist merkwürdig, wie häufig bei den Prosimiae Verhältnisse auffallen, die an solche, wie sie bei Marsupialia vorkommen, erinnern. Mit dieser Beobachtung stimmt überein, daß auch Ruge bei zahlreichen Prosimiae Reste eines Marsupialapparates beschrieben hat.

Verlauf und Insertion.

Der Popliteus ist in Verlauf und Insertion sehr konstant. Er breitet sich von seinem Ursprunge aus fächerförmig aus und inseriert am proximalen Ende der Tibia, hauptsächlich an deren Hinterfläche sowie der medialen Kante der Hinterseite.

Phylogenetische Entwicklung.

Die Entwicklung des Popliteus betreffend brauche ich nur auf die Arbeiten von Fürst (1903) sowie Taylor und Bonney (1905) hinzuweisen. Die Autoren haben an der Hand eines Materials, das auch niedrige Wirbeltiere umfaßt, bewiesen, was auch aus meinen Untersuchungen ohne weiteres zu entnehmen ist, daß der Popliteus ursprünglich ein reiner Unterschenkelmuskel war und erst allmählich mit seinen Ursprungsfasern auf das Femur gewandert ist.

Testut bezeichnet den Popliteus bei *Homo* als einen der konstantesten Muskeln, was durch die innerhalb so enger Grenzen vor sich gegangene Entwicklung ohne weiteres verständlich ist. Als Varietäten erwähnt Testut das Vorhandensein eines Sesambeines in

der Ursprungssehne, sowie sein gänzliches Fehlen. Eine accessorische Ursprungsportion von der Fibula, die man erwarten könnte, hat der Muskel nicht. Le Double erwähnt ein schon wiederholt beschriebenes accessorisches Bündel, das vom Sesambein des lateralen Gastrocnemius entspringt. Sowohl das Fehlen des Muskels, als auch das Vorhandensein eines Sesambeins in der Ursprungssehne und der Ursprung vom Sesambein des lateralen Gastrocnemius erinnern an Verhältnisse, wie sie bei andern Säugetieren vorkommen.

2. Der Flexor tibialis und der Flexor fibularis.

Der Flexor tibialis.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Ein Fehlen des Flexor tibialis ist innerhalb der Säugetierreihe verhältnismäßig häufig zu beobachten. Der Grund dieses Fehlens dürfte in funktionellen Anpassungen zu suchen sein.

Bei den Monotremata ist der Muskel nämlich als selbständiger, wohlentwickelter Muskel vorhanden. Wenn er also bei höherstehenden Tieren, wie Insectivoren und Edentaten, zuweilen fehlt, so liegt die Annahme nahe, er sei sekundär durch einen Reductionsprozeß verloren gegangen.

Diese Erklärung ist um so wahrscheinlicher, als das Fehlen des Muskels vorwiegend bei Tieren zu beobachten ist, die auch im übrigen stark sekundäre Veränderungen aufweisen.

Ursprung.

In bezug auf seinen Ursprung ist der Flexor tibialis innerhalb der Säugetierreihe ein ziemlich konstanter Muskel. Er entspringt vom proximalen Ende der Tibia, oft auch der Fibula und der Membrana interossea. In einem einzelnen Falle, bei *Stenops tardigradus*, fand ich den Muskel auch vom medialen Epicondylus femoris entspringen.

Verlauf und Insertion.

In seiner Lage und seinem Verlauf ist der Flexor tibialis sehr konstant. Er liegt der Hinterseite der Tibia unmittelbar auf und geht in eine Sehne über, welche die des Tibialis posticus in der Mitte des Unterschenkels meistens zudeckt und oberhalb oder in der Höhe des medialen Malleolus hinter dieselbe tritt. Auf diese Weise findet sich tibio-fibularwärts, wie bei *Homo*, erst die Sehne des Tibialis posticus, dann die des Flexor tibialis, endlich die des Flexor fibularis.

In seiner Insertion ist der Flexor tibialis dagegen einer der inkonstantesten Muskeln des Unterschenkels. Die Insertion ist sogar so wechselnd, daß der Muskel zuweilen gar nicht als solcher zu erkennen ist, wenn man nicht durch die Untersuchung einer größeren Reihe von Tieren vermittelnde Zwischenstadien zu Gesicht bekommt. Wegen dieser wechselnden Insertion hat dieser Muskel auch in den vielen morphologischen Arbeiten die verschiedensten Deutungen erfahren.

Meist wird er als ein zweiter Tibialis posticus geführt. Da dann kein weiterer Muskel vorhanden ist, der als Flexor tibialis gelten könnte, pflegt in diesen Fällen angenommen zu werden, der Flexor tibialis sei mit dem Flexor fibularis zu einer untrennbaren Einheit verschmolzen. Besonders wenn der Flexor fibularis eine kurze Strecke lang einen Spalt in seiner Sehne aufweist, liegt diese Annahme nahe.

Im allgemeinen habe ich in bezug auf die Insertion des Flexor tibialis drei Grundtypen unterschieden:

1. Die Sehne des Flexor tibialis inseriert am tibialen Randknochen, der durch die Plantarfascie an den medialen Fußrand angeheftet wird, oder an der Fascie des medialen Fußrandes, oder am Metatarsale oder den Grundphalangen des Hallux oder der Sehnenscheide des Hallux. Die Sehne zeigt also keinerlei Verbindung mit der des Flexor fibularis.

   Solche Befunde fanden sich bei den Monotremata, ferner vielen Marsupialia, einigen Insectivora und Edentata.

2. Die Sehne des Flexor tibialis tritt mit der des Flexor fibularis in Verbindung und unterstützt diesen in seiner Aufgabe, die Endphalangen der Zehen zu versorgen.

   Dieser Befund findet sich bei einigen Marsupialia, Insectivora und Edentata, ferner allen Prosimiae, den meisten Simiae und bei *Homo*. Bei *Simia satyrus* und *Troglodytes niger* ist es allerdings wieder zu einer sekundären Lösung dieser Verbindung gekommen. (Siehe »Phylogenetische Entwicklung des Flexor tibialis und Flexor fibularis«.)

3. Der dritte Typus bildet eine Zwischenstufe zwischen den beiden vorigen. Die Sehne des Flexor tibialis teilt sich nämlich in zwei Teilsehnen. Eine derselben inseriert in der Art, wie unter 1 angegeben, die zweite, wie unter 2 angegeben ist. Solche Befunde sind selten. Sie finden sich bei einzelnen Marsupialia, Insectivora und Edentata.

Die bei *Homo* vorkommenden Varietäten des Flexor tibialis können sich in solchen des Ursprungs oder der Insertion äußern. Vor allem sind zu nennen:

1. Accessorische Ursprungsbündel vom Tibialis posticus, von der Fibula, von der Fascie des Unterschenkels, vom Ligamentum interosseum, vom äußeren Condylus femoris und dem Ligamentum genu collaterale fibulare.
2. In bezug auf die Insertion zeigt der Muskel Varietäten, die mit zu den bekanntesten gehören, in allen Lehrbüchern der Anatomie nachzulesen sind und den Austausch der Sehnen zwischen Flexor tibialis und fibularis betreffen. Über die Beziehungen von Flexor tibialis und fibularis haben F. E. Schultze, Turner, Chudzinski, Macalister, Le Double und andre gearbeitet.

   Die Folgerungen sind im allgemeinen die, daß der Flexor fibularis gewöhnlich außer seiner Hallux-Sehne eine zweite Sehne abgibt, die mit der des Flexor tibialis in Konnex tritt und sich an der Bildung von perforierenden Sehnen beteiligt. Die Art und Stärke der Beteiligung ist jedoch eine wechselnde und kaum bei zwei Individuen gleich. Meist werden Fasern zur Sehne für die zweite und dritte, manchmal auch die vierte Zehe zugesellt. Nach Gegenbaur (1899) erhält die fünfte Zehe niemals eine Sehne von dem Flexor fibularis; Le Double erwähnt aber auch solche Fälle.
3. werden Varietäten erwähnt, wonach die zweite Zehe von einem selbständigen Bündel des Flexor tibialis versorgt wird; ebenso wurde ein selbständiger Muskel zur fünften Zehe beobachtet.

Die sub 1 und 2 erwähnten Varietäten sind zum Teil als atavistische zu betrachten.

Die accessorischen Ursprünge sind als normal bei Säugetieren häufig.

Den Ursprung vom äußeren Femurcondylus und dem Ligamentum genu collaterale fibulare habe ich jedoch in der Tierreihe nicht beobachtet.

Der Austausch von Sehnen zwischen Flexor tibialis und fibularis erinnert an Verhältnisse bei den Prosimiae und den meisten Simiae. Bei Orang und Schimpanse haben sich dagegen die Sehnen von Flexor tibialis und fibularis vollständig voneinander emanzipiert. Siehe unter »Beziehungen zwischen Flexor tibialis und Flexor

fibularis« und »Phylogenetische Entwicklung des Flexor tibialis und Flexor fibularis«.)

Die dritte Varietät, das Selbständigwerden eines Bündels des Flexor tibialis, ist wohl als eine progressive Varietät aufzufassen, ähnlich, wie auch an der Hand zum Beispiel der Extensor digiti minimi durch ein Selbständigwerden eines Bündels des Extensor digitorum communis entstanden sein dürfte.

Der Flexor fibularis.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Ein Fehlen des Flexor fibularis habe ich bei den von mir untersuchten Säugetieren nicht beobachtet.

Ursprung.

Der Muskel entspringt innerhalb der Säugetierreihe hauptsächlich von der Fibula; aber auch von der Tibia und der Membrana interossea kann er Ursprungsfasern bekommen.

Michaelis (1903) fand ihn bei einem Orang auch vom Epicondylus lateralis femoris und vom Ligamentum accessorium entspringen.

Verlauf und Insertion.

Der Muskel geht in eine kräftige Sehne über, welche am medialen Malleolus hinter der des Flexor tibialis verläuft, so daß, mit nur wenig Ausnahmen, die topographische Lage der Sehnen dieselbe ist, wie bei *Homo*.

Der Flexor fibularis ist in seiner Insertion insofern ein konstanter Muskel, als er innerhalb der ganzen Säugetierreihe ein Beuger der Endphalangen ist. Nur die Zahl der Zehen, die er versorgt, wechselt. Bei den niederen Säugetieren ist er der alleinige Beuger der Endphalangen, erst bei den höheren Säugern wird er mehr oder weniger durch den Flexor tibialis ersetzt.

Die bei *Homo* beobachteten Varietäten beziehen sich hauptsächlich auf die Insertion und die Beziehungen zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis. (Näheres siehe unter »Flexor tibialis« und »Beziehungen zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis«.)

Beziehungen zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis.

Bei den Monotremata, vielen Marsupialia, aber auch noch einigen Insectivora und Edentata sind Flexor tibialis und fibularis zwei selbständige Muskeln, die miteinander in keinerlei Verbindung stehen.

Ihre Wertigkeit ist eine ganz ungleiche. Der Flexor fibularis ist ein kräftiger Muskel, dessen Sehne sich in der Planta in fünf, zu den Endphalangen verlaufende Sehnen teilt. Der Flexor tibialis ist bedeutend schwächer und inseriert in der Fascie des medialen Fußrandes oder am tibialen Randknochen (Prähallux?) oder dem Metatarsale oder der Grundphalanx des Hallux. Beide Sehnen verlaufen neben- und parallel zueinander, ohne sich zu vereinigen. (Siehe Fig. 1 der schematischen Darstellung S. 180.)

Bei einzelnen Marsupialia und Edentata ist zu beobachten, daß die Sehne des Flexor tibialis sich in zwei Teilsehnen spaltet, deren eine ähnlich, wie soeben beschrieben, zu inserieren pflegt, während die andre sich mit der Sehne des Flexor fibularis vereinigt. Beide Sehnen liegen an ihrer Vereinigungsstelle in einer Ebene und verweben ihre Fasern in diffuser Weise. Von einer Überkreuzung der Sehnen ist keine Rede. (Siehe Fig. 2 der schematischen Darstellung S. 180.)

Bei einer weiteren Reihe von Tieren, so z. B. einigen Marsupialia und Insectivora, besteht eine vollständige Vereinigung der Sehnen des Flexor tibialis und fibularis. Beide Sehnen liegen auch hier in einer Ebene. Die Verschmelzung der Sehnenfasern erfolgt ebenfalls in diffuser Weise, von einer Überkreuzung der Sehnen ist nichts zu sehen. (Siehe Fig. 3 der schematischen Darstellung S. 180.)

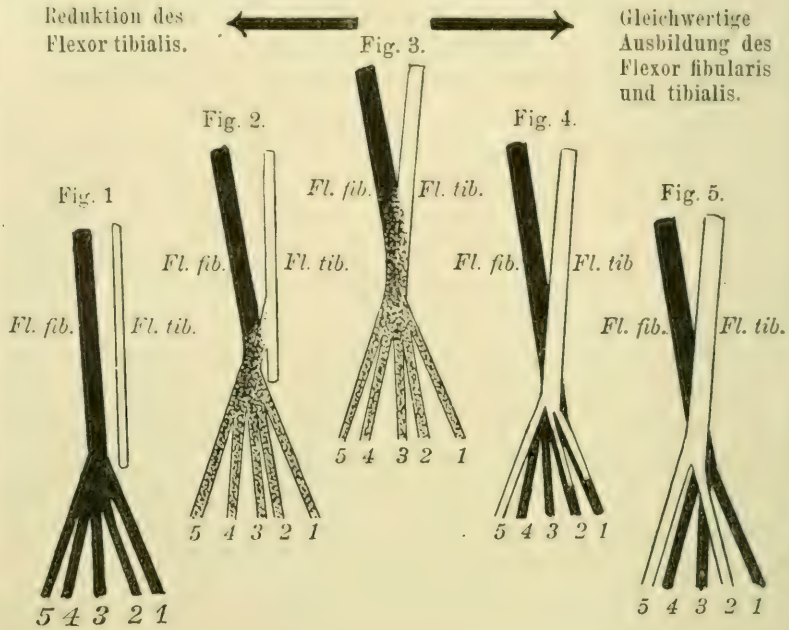
Bei den Prosimiae und vielen Simiae sind die Verhältnisse bedeutend komplizierter.

Auch hier treten die Sehnen der beiden Muskeln in innige Beziehung zueinander. Es erfolgt aber nicht eine diffuse Verschmelzung der Sehnenfasern, sondern eine Aufteilung in Teilstränge, die miteinander in Verbindung treten. Hierbei hat vor der Teilung die Sehne des Flexor tibialis eine oberflächlichere Lage inne als die des Flexor fibularis. Da überdies der Flexor tibialis im allgemeinen die fibular gelegenen, der Flexor fibularis die tibial gelegenen Zehen bevorzugt, so kommt es zu einer Überkreuzung der Sehnen. (Siehe Fig. 4 der schematischen Darstellung S. 180.)

Die Zahl der Zehen, die von dem einen oder dem andern Muskel versorgt wird, ist sehr wechselnd. Fig. 4 soll nicht etwa als Typus für die Verteilung der Sehnen gelten, sondern soll vor allem die Überkreuzung und beginnende Emanzipation der Sehnen zeigen.

Bei *Homo* wird angegeben, das die Sehne des Flexor fibularis hauptsächlich den Hallux, sodann aber in abnehmender Stärke die 2., 3. und 4. Zehe versorgt. Äußerst selten wird eine Sehne zur 5. Zehe abgegeben. Bei den Prosimiae und Simiae wird ebenfalls

Zur Phylogenie des Flexor fibularis und tibialis.



Verhalten der Sehnen:

Keine Verbindung.	Partielle Verbindung und Verschmelzung.	Totale Verbindung und Verschmelzung.	Beginnende Lösung und Überkreuzung.	Totale Lösung und Überkreuzung.

Das dargestellte Verhalten findet sich bei:

Didelphys cancr., Dasypus hall., Phascolomys, Trichosurus vulp., Erinaceus europ., Talpa europ., Manis, Myrmecophaga jub., Dasypus sexc., Chlamydophorus trunc., Ornithorhynchus, Echidna.	Didelphys marsup., Orycteropus acth.	Didelphys crassicaud., Perameles obesula, Sorex araneus.	Prosimiae, die meisten Simiae.	Troglodytes niger, Simia satyrus (diesem fehlt Sehne 1).

der Hallux vorwiegend vom Flexor fibularis, die 5. Zehe vom Flexor tibialis versorgt, für die mittleren Zehen besteht jedoch ein sehr unregelmäßiges Verhalten.

Das bei *Homo*, den Prosimiae und den meisten Simiae bestehende Verhalten hat, wenn man so will, eine weitere Ausbildung bei Orang und Schimpanse erfahren. Die Sehnen der beiden Muskeln sind nämlich bei diesen Tieren völlig unabhängig voneinander geworden. Auch hier erfolgt eine Überkreuzung der Sehnen. Der Flexor tibialis verläuft dabei oberflächlich vom Flexor fibularis und versorgt die 2. und 5., der Flexor fibularis beim Schimpanse die 1., 3. und 4. Zehe, beim Orang, dessen Hallux keine Sehne bekommt, nur die 3. und 4.

Phylogenetische Entwicklung des Flexor tibialis und Flexor fibularis.

Bei Betrachtung der auf der schematischen Tafel S. 180 dargestellten Reihe erscheint es im ersten Augenblick nicht unwahrscheinlich, daß Fig. 1 einen primitiven Zustand darstellt, von dem sich die andern in direkter Linie herleiten. Aus zwei ursprünglich selbständigen Muskeln (Fig. 1) wäre bei dieser Annahme durch ein vermittelndes Stadium (Fig. 2) schließlich eine Vereinigung der Sehnen des Flexor tibialis und fibularis erfolgt (Fig. 3). Wie aus dieser Vereinigung die weitere Differenzierung (Fig. 4 und 5) zustande kam, ist nur unschwer abzuleiten.

Eine solche monophyletische Auffassung halte ich jedoch für sehr unwahrscheinlich.

Vielmehr bin ich geneigt, den unter Fig. 3 dargestellten Zustand als den primitivsten aufzufassen und dementsprechend dann eine Weiterentwicklung nach zwei Richtungen anzunehmen. Denn:

1. scheinen die auf dem Unterschenkel und Fuß gelegenen Muskeln überhaupt durch eine Längsspaltung einheitlicher Muskelmassen und weniger durch Verschmelzung ursprünglich selbständiger Muskeln zu entstehen;
2. habe ich bei einem niedrigen Wirbeltiere, *Lacerta ocellata*, ähnliche Verhältnisse vorgefunden, wie Fig. 3 sie zeigt. Der Flexor perforans stellt sich als ein Doppelmuskel mit zwei Sehnen dar, welche in der Planta zu einer einzigen verschmelzen und die perforierenden, an den Endphalangen inserierenden Sehnen abgeben.

Von dem unter Fig. 3 dargestellten Befund dürften die andern durch eine Ausbildung nach zwei verschiedenen Richtungen entstanden sein.

Es ist leicht verständlich, daß aus dem unter Fig. 3 dargestellten Zustand, bei dem eine diffuse Vermischung und Verschmelzung der Sehnenfasern besteht, nach und nach durch größere Inanspruchnahme bestimmter Zehen, Auslösung bestimmter Bewegungen, wie Greifbewegungen usw., der unter Fig. 4 und 5 gezeigte sich entwickelt. Jeder Muskel differenziert und ordnet sich seine Sehnenfasern mehr und mehr in der Richtung des Zuges. Daß das Resultat dieser Differenzierung eine immer im Fortschreiten begriffene Isolierung der Sehnen werden muß, kann keineswegs wundernehmen. Auch die Überkreuzung der Sehnen ist leicht verständlich, wenn man sich vorstellt, daß gerade dadurch der Zugkraft der beiden Muskeln viel günstigere Angriffspunkte gewährt werden, als es bei einem parallelen Verlauf der Sehnen der Fall wäre.

Bei *Homo* fehlt zuweilen (Gegenbaur, 1899) jede Verbindung zwischen den Sehnen der beiden Muskeln. Diese Varietät ist wohl als eine progressive aufzufassen, die den Befunden bei Orang und Schimpanse vollständig entspricht.

Auch in der andern Entwicklungsrichtung kommt es zu einer Isolierung der Sehnen des Flexor tibialis und fibularis. Diese zweite Richtung aber bezweckt eine mehr oder weniger weitgehende Reduction des Flexor tibialis.

Aus dem unter Fig. 3 dargestellten Zustand entwickelt sich der unter Fig. 2 dargestellte wohl dadurch, daß ein Teil der Sehne des Flexor tibialis wandert. Ich fand ihn in den beiden von mir beschriebenen Fällen an der Fascie des medialen Fußrandes, in die ein Sesambein, der Prähallux, eingelagert war, inserieren.

Bei andern Individuen endlich ist die Verbindung mit dem Flexor fibuluris ganz und gar aufgegeben (Fig. 1). Der Flexor tibialis inseriert für sich allein, bald am Metatarsale oder der Grundphalanx des Hallux, bald in der Fascie des medialen Fußrandes, in die sehr häufig ein Sesambein oder -Knorpel eingelagert ist. Mit der Frage, ob dieses Sesambein in allen Fällen dem »Prähallux« der Säugetiere entspricht, konnte ich mich nicht eingehend beschäftigen. Wahrscheinlich ist es ein Produkt der Sehne des Flexor tibialis, ein tenontogener Sesamkörper, der mit einer rudimentären Zehe gar nichts zu tun hat.

In bezug auf die Entwicklung des Flexor tibialis und fibularis bin ich hiermit zu einer andern Auffassung gelangt als 1908.

Dort hielt ich es für möglich, daß die einzelnen, innerhalb der Säugetierreihe zu beobachtenden Befunde in direkter Linie voneinander abgeleitet werden könnten.

Interessant ist es, daß ebenso, wie in der Ausbildung des Plantaris, so auch in der des Flexor tibialis und fibularis die anthropoiden Affen im allgemeinen den Menschen überholt haben.

3. Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Der Muskel fehlt sehr häufig. Sein Fehlen ist als sekundäre Rückbildung aufzufassen. Denn wie kaum ein Muskel, so hat dieser den Charakter eines primitiven Muskels an sich.

Ursprung.

Immer hat der Muskel enge Beziehung zum Flexor fibularis, von dessen Sehne er meist in der Planta entspringt. Zuweilen reicht aber sein Ursprung höher, bis auf den Unterschenkelabschnitt der Sehne hinauf, ja in manchen Fällen verwächst sein Muskelbauch sogar mit dem des Flexor fibularis, so daß man den Eindruck bekommt, als würden perforierte und perforierende Sehnen von einem und demselben Muskel abgegeben (z. B. bei *Trichosurus vulpecula*). Dieser Befund legt den Gedanken nahe, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis als einen Muskel aufzufassen, der bei den Vorfahren der Säugetiere und den niederen Säugetieren eine einheitliche Muskelmasse mit dem Flexor fibularis gebildet habe und bei den höheren Säugetieren abwärts, bis in die Planta, gewandert sei. Dagegen spricht jedoch die Innervation. Der Nerv verläuft nämlich in einem Falle (*Trichos. vulp.*) vom Unterschenkel abwärts bis nahe an den Calcaneus, macht hier einen scharfen Bogen und zieht wieder proximalwärts zurück zum tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis. (Siehe auch Tafel VI, Fig. 5, Glaesmer 1908.) Dieses Verhalten des Nerven spricht dafür, daß der Muskel erst sekundär auf den Unterschenkel gewandert ist. Bei den höheren Säugern, besonders den Prosimiae und Simiae, entspringt der Muskel vorwiegend von der Sehne des Flexor tibialis statt fibularis. Dieses im ersten Moment frappierende Ändern des Ursprunges erklärt sich leicht, wenn man sich vor Augen führt, wie die Überkreuzung der Sehnen des

Flexor tibialis und fibularis zustande gekommen ist. Durch die Vereinigung der Sehnen (Fig. 3 schemat. Darst. S. 180) ist dem tiefen Kopf Gelegenheit gegeben, auf die Sehne des Flexor tibialis überzugreifen. Die über das Niveau sich erhebende Sehne des Flexor tibialis (Fig. 4 derselben Darst.) nimmt dann auch den tiefen Kopf des Fl. digitorum brevis mit sich.

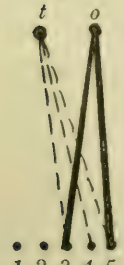
Verlauf und Insertion.

Der Muskel wird vom oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, oder direkt von der Plantarfascie bzw. -Aponeurose bedeckt und geht in eine bis vier Sehnen über, welche in der Regel perforiert werden und an den Mittelphalangen inserieren. Bei einzelnen Tieren, so den Monotremata, inserieren die Sehnen jedoch an den Sehnenscheiden, welche die Sehnen des Flexor fibularis umhüllen. (Näheres siehe unter »Entstehung der Perforation«.)

Beziehungen zwischen dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis.

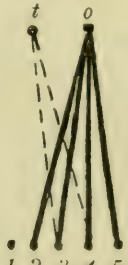
Der oberflächliche und der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis stehen in einer Art von alternierendem Verhältnis zueinander. Sie ersetzen einander vielfach ganz oder teilweise, d. h. wenn der tiefe oder ein Teil des tiefen Kopfes fehlt, so wird er durch den oberflächlichen oder einen Teil des oberflächlichen Kopfes ersetzt. Es gibt aber außerdem Fälle, in denen eine oder die andre Zehe zugleich vom oberflächlichen wie vom tiefen Kopf versorgt wird. Alle gewonnenen Befunde möchte ich in zwei Gruppen teilen. Die eine Gruppe umfaßt vereinzelte Typen, die in keinerlei Beziehung zueinander gebracht werden können (*Ornithorhynchus*, *Dasyurus*, *Manis*) und an erster Stelle besprochen werden sollen.

Fig. 1.



Dasyurus hall.

Fig. 2.



Manis.

t = tiefer, *o* = oberfl. Kopf. Das dargestellte Verhältnis findet sich bei Dasyurus hall. u. Manis.

Bei *Ornithorhynchus* verläuft der oberflächliche Kopf zur Sehnenscheide der 4., der tiefe Kopf zur Sehnenscheide der 2. und 3. Zehe. Die beiden Muskeln liegen ungefähr in derselben Ebene nebeneinander, ohne sich, wie das bei höheren Säugern der Fall ist, zu überkreuzen. Bei *Dasyurus hallucatus* (siehe nebenstehende schemat. Darstellung Fig. 1) verläuft der oberflächliche Kopf zur

3. und 5., der tiefe zur 3., 4. und 5. Zehe. Die zur 3. und 5. Zehe verlaufenden Sehnen der beiden Köpfe vereinigen sich je zu einer gemeinsamen, welche perforiert wird und an der Mittelphalanx der betreffenden Zehe inseriert. Bei *Manis* (siehe schematische Darstellung S. 184, Fig. 2) verläuft der oberflächliche Kopf zu den Sehnenscheiden der 2., 3., 4. und 5. Zehe, der tiefe zur Sehnenscheide der 3. und 4., ohne daß die entsprechenden Sehnen des tiefen und oberflächlichen Kopfes miteinander in Verbindung treten.

Alle übrigen Befunde lassen sich in eine Reihe bringen, die durch die schematische Darstellung S. 186 veranschaulicht wird. Zwei Glieder dieser Reihe, die ich der Übersicht wegen mit eingeführt habe, sind schwächer gezeichnet und mit Fragezeichen versehen. Für diese beiden Glieder habe ich keine Vertreter gefunden, nach der Beschreibung Bischoffs (1870) hätte das eine jedoch einen Vertreter in seinem *Hapale penicillatus*.

Die reihenmäßige Anordnung der Einzelbefunde soll nicht etwa einen genetischen Zusammenhang in dem Sinne bedeuten, als leite sich jeder vom vorhergehenden ab und als wäre der an erster Stelle gezeichnete der primitivste.

Da das erste Glied dieser Reihe durch das Fehlen des oberflächlichen Kopfes charakterisiert wird, widerspräche ja eine solche Auffassung auch dem unter »Der Plantaris und der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis« Ausgeführten, wonach das Vorhandensein eines oberflächlichen Kopfes (siehe Fig. 4 der schematischen Darstellung S. 167) einen primitiveren Zustand bedeutet als das Fehlen desselben (Fig. 3 derselben Darstellung).

Vielmehr ist die als schematische Darstellung S. 186 gebrachte Reihe nur eine nach Art und Zahl der Verteilung der Sehnen zu den Zehen getroffene Anordnung, welche die Frage des genetischen Zusammenhangs offen lassen soll.

Die erste Figur dieser Darstellung zeigt das vollständige Fehlen des oberflächlichen Kopfes, bei der zweiten ist dieser Muskel als schwaches Bündel vertreten, das sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes verbindet und mit ihr die perforierte Sehne der zweiten Zehe bildet (von Bischoff 1870 bei *Hapale penicillatus* beschrieben).

In der dritten Figur ist der oberflächliche Kopf etwas stärker und versorgt selbständig die 2. Zehe. Figur 4 zeigt den Muskel noch kräftiger; er versorgt die 2. Zehe ganz, die 3. mit dem tiefen Kopf gemeinsam. Jedes folgende Glied der Reihe veranschaulicht

Wie der oberflächliche Kopf des Flexor dig. brevis den tiefen Kopf allmählich verdrängt.

Schematische Darstellung. (t = tiefer, o = oberfl. Kopf.)

Anzahl der Zehen, die t beugt: / Anzahl der Zehen, die o beugt:	4 / 0	$3^1/_2$ / $^1/_2$	3 / 1	$2^1/_2$ / $1^1/_2$	2 / 2	$1^1/_2$ / $2^1/_2$	1 / 3	$^1/_2$ / $3^1/_2$	0 / 4
	t o	t o	t o	t o	t o	t o	t o	t o	t o
Ordnungszahl d. Zehen:	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.
Das dargestellte Verhältnis findet sich bei den Tieren:	Didelphys marsup., Phascolomys.	?	Didelphys cancrivora, Galago galago, Stenops tardigrad., Cebus monach., Cercopithecus petaurista, Hylobates variegatus.	Lemur rufifrons, Hapale penic., Cynocephalus hamadryas, Troglodytes niger.	Lemur macaco.	Ateles variegatus, Ateles ater, Simia satyrus. Homo (als Varietät).	Homo (als Varietät).	?	Homo, Erinaceus europ., Myrmecophaga jubata.

ein weiteres Erstarken des oberflächlichen auf Kosten des tiefen Kopfes.

Da sich die ersten Glieder der angeführten Reihe vorwiegend bei niederen Säugetieren, die letzten mehr bei höheren finden, so gewinnt man tatsächlich den Eindruck, als habe der oberflächliche Kopf in aktiver Weise den tiefen verdrängt, indem er ihm immer mehr und mehr seines Territoriums abgewann. Eine solche Auffassung erscheint mir jedoch zweifelhaft, da eine Erklärung der sprungweisen Wanderung des Muskels von einer Zehe auf die andre Schwierigkeit macht. Viel eher bin ich geneigt, die verschiedenen Befunde im großen und ganzen als Parallelbildungen aufzufassen.

Die außerhalb der Reihe stehende Gruppe, besonders *Dasyurus hallucatus* und *Manis*, bei denen zwei Zehen in doppelter Weise, nämlich vom oberflächlichen und vom tiefen Kopf versorgt werden, läßt an die Möglichkeit denken, daß ursprünglich vielleicht alle Zehen in doppelter Weise versorgt wurden und daß jene in zahlengemäßer Reihe vorgeführten Befunde durch verschieden weit vorgeschrittene Reductionsprozesse zu erklären sind.

Aber auch diese Erklärung bietet bei näherer Überlegung große Schwierigkeiten.

So möchte ich denn diese Frage, deren Beantwortung vielleicht durch weitere und eingehendere Untersuchungen bei Prosimiae und Simiae gelingen könnte, offen lassen.

Der Ersatz des tiefen Kopfes durch den oberflächlichen scheint ein Prozeß zu sein, der sich mit einer gewissen Leichtigkeit abspielt. Denn die, besonders bei den Simiae und Prosimiae angegebenen Beziehungen zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf sind nicht etwa für die betreffende Tierart als absolut feststehende zu betrachten. So habe ich z. B. an beiden Füßen eines und desselben Tieres des *Cynocephalus doguera* (den ich aus diesem Grunde nicht in der Reihe mit aufgezählt habe) ein verschiedenes Verhalten vorgefunden. Rechts verhielt sich $t : o = 3 : 1$, links wie $2^1/_2 : 1^1/_2$ (siehe das auf der schematischen Tafel angegebene Zahlenverhältnis). Ebenso fanden R. Fick (1895) und Michaelis (1903) beim Orang Verhältnisse, die rechts und links wechselten.

Die bei *Homo* bestehenden Varietäten auf diesem Gebiete sprechen ebenfalls in diesem Sinne. Die Varietät, $t : o = 1^1/_2 : 2^1/_2$ habe ich in dem Wintersemester 1908/1909 auf dem Heidelberger Präparierboden beobachtet, die Varietät $t : o = 1 : 3$ gibt Testut als

häufige Varietät an, während ich die erstere in der Literatur nicht angegeben finde. Ferner zeigen sehr nahe verwandte Species ein verschiedenes Verhalten. *Hylobates leuciscus* hat z. B. nach Kohlbrügge (1890) andre Verhältnisse als *Hylobates syndactylus* und *agilis*, bei denen Kohlbrügge dasselbe Verhalten beschreibt, wie ich es bei *Hylobates variegatus* vorgefunden habe. Bischoff beschreibt bei *Hapale penicillatus* ein Verhältnis, das $t : o = 3^1/_2 : {}^1/_2$ ist, während ich bei meinem Exemplar $t : o = 2^1/_2 : 1^1/_2$ gefunden habe.

Anderseits verzeichnet Bischoff (1870) beim Orang und Schimpanse dieselben Befunde, wie ich sie auch bei diesen Tieren beschrieben habe.

Entstehung der Perforation.

Über das Zustandekommen der Perforation habe ich 1908 vorläufige Mitteilung gemacht. Entgegen andern Ansichten bin ich zu dem Resultat gelangt, der Flexor digitorum brevis sei ursprünglich ein Tensor der Sehnenscheiden des Flexor fibularis gewesen und habe nach und nach aus der Sehnenscheide in der Richtung des Zuges seine Sehne herausdifferenziert.

Neuerdings fand ich in *Manis* ein zwischen den Monotremata und *Myrmecophaga jubata* vermittelndes Stadium, so daß sich mir für die damalige Auffassung über die phylogenetische Entstehung der Perforation eine neue Stütze bietet. Vier verschiedene Stadien dieses Entwicklungsganges mögen durch die folgende schematische Darstellung S. 189 veranschaulicht werden. Die Sehnenscheide ist dabei durchsichtig gedacht, gewissermaßen wie eine Glasröhre.

Fig. 1 zeigt ein Verhalten, das bei den Monotremata anzutreffen ist. Die Sehne des Flexor digitorum brevis inseriert an der Sehnenscheide, mit deren Fasern sie sich innig verwebt.

Fig. 2 stellt die Verhältnisse bei *Manis* dar. In der Zugrichtung nehmen die Fasern innerhalb des Gewebes der Sehnenscheide ein strafferes Gefüge an, ohne daß es jedoch vorerst zur Ausbildung einer Sehne kommt. Deutlich ist das Auseinanderweichen der Fasern nach zwei Richtungen zu sehen.

Fig. 3 zeigt ein Verhalten, das bei einigen andern Edentata anzutreffen ist. Aus der Sehnenscheide hat sich eine wohlgebildete Sehne herausdifferenziert, welche sich gabelt, die tiefe Sehne umfaßt und an deren Dorsalseite an der Mittelphalanx ansetzt. Es

besteht somit eine vollständig ausgebildete Perforation wie bei den höchsten Säugetieren, nur mit dem Unterschied, daß die proximale Partie der Perforatussehne innig mit der umgebenden Sehnenscheide verwachsen ist.

Die Entstehung der Perforation bei den Beugemuskeln des Fußes.

Schematische Darstellung.

a. Profunde Sehne. b. Vagina der profunden Sehne. c. Superficiale Sehne, die an der Vagina inseriert und **in der Innenwand** derselben verläuft.

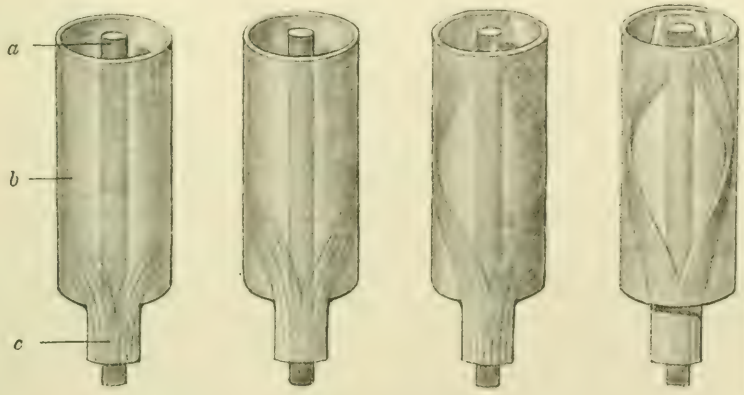


	Fig. 1.	Fig. 2.	Fig. 3.	Fig. 4.
Das dargestellte Verhältnis findet sich bei:	Monotremata.	Manis.	Myrmecophaga jub., Orycteropus äthiop. u. a. Edentaten.	Prosimiae, Simiae, Homo.

Fig. 4. Die Sehne des Flexor digitorum brevis macht sich von der Sehnenscheide vollständig frei und es resultiert die bei *Homo* und den meisten Säugetieren bestehende Ausbildung der Perforation.

4. Der Tibialis posticus.

Er zeigt innerhalb der Säugetierreihe ein ganz konstantes Verhalten und dürfte ein sehr alter Muskel sein, denn schon bei den Reptilien besteht ein Muskel, der in Ursprung und Insertion dem

Tibialis posticus der höheren Säuger vollkommen entspricht und auch im allgemeinen als ein Tibialis posticus aufgefaßt zu werden pflegt.

5. Der Quadratus plantae.

Vorkommen und Fehlen des Muskels.

Er fehlt sehr häufig. Zuweilen ist er zu einem sehnigen Strang reduziert. Sein Fehlen, das besonders bei den Affen und Halbaffen oftmals auffällt, aber auch bei den Marsupialia fast regelmäßig zu beobachten ist, scheint auf einem Reductionsprozeß zu beruhen. Bei den Monotremata ist der Muskel sehr gut und kräftig ausgebildet.

Ursprung.

Der Quadratus plantae entspringt innerhalb der Säugetierreihe vom Tuber calcanei. Einen Ursprung vom Unterschenkel habe ich nur bei einzelnen Marsupialia beobachtet.

Bei *Homo* ist sehr häufig als Varietät der Ursprung des Quadratus plantae vom Unterschenkel zu beobachten. Gegenbaur hält den Muskel für eine »herabgerückte Ursprungsportion eines auch den Flexor longus hallucis (Flexor fibularis) mit begreifenden Flexor digit. longus, die ihre Kontinuität mit der Unterschenkelportion verlor«. Für diese Auffassung bietet sich mir bei meinen Untersuchungen kein Anhaltspunkt. Die Herkunft des Quadratus plantae ist mir ebenso wie die des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis unaufgeklärt geblieben. Es ist wahrscheinlich, daß sie von der tiefen, d. h. der unterhalb des N. tibialis gelegenen Muskelgruppe stammen.

Verlauf und Insertion.

Der Qu. plantae inseriert meist muskulös, seltener zum Teil sehnig an der Sehne des Flexor fibularis oder Flexor tibialis.

Bei *Myrmecophaga jubata* (Taf. II, Fig. 5 u. Taf. III, Fig. 6 u. 7) geht ein Teil des Muskels in eine Sehne über, welche mit der für die erste Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis verschmilzt. Die übrige Muskelmasse inseriert fleischig an den für die zweite und dritte Zehe bestimmten Sehnen des Flexor fibularis. Sie geht zum Teil direkt in den für die vierte Zehe bestimmten Lumbricalis über.

Einen ähnlichen Übergang des Quadratus plantae in die fibularen zwei Lumbricales habe ich am linken Fuß eines neugeborenen Kindes beobachtet. Am rechten Fuß waren die Muskeln wie gewöhnlich völlig unabhängig voneinander. Auch bei erwachsenen

Leichen hatte ich im vergangenen Winter im Verlauf der Präparierübungen öfters Gelegenheit, den Übergang von Fasern des Quadratus plantae in einen oder den andern Lumbricalis zu beobachten.

Es ist sehr leicht möglich, daß dies eine atavistische Varietät ist, die von einer ursprünglichen Zusammengehörigkeit der Muskeln zeugt. Eine solche Zusammengehörigkeit besteht z. B. nach Dobson bei einzelnen Potamogalidae. (Siehe Quadratus plantae unter der Zusammenfassung der Befunde bei Insectivora. Spez. Teil.)

6. Die Lumbricales.

Sie verhalten sich bei den Säugetieren vielfach wie bei *Homo*. Verhältnismäßig häufig trifft man jedoch eine Verdoppelung der Muskeln, die dann an den einander zugekehrten Seiten der Zehen inserieren.

Spezieller Teil.

I. Marsupialia.

1. Perameles obesula.

A. Muskeln.

a. Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius sowie den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt mit kurzer, breiter Sehne oberhalb des medialen Condylus femoris. Er bedeckt vollständig alle auf der medialen Seite des Unterschenkels gelegenen tiefen Flexoren. Von seinem Ursprunge verläuft er schräg ab- und medialwärts, wird etwas oberhalb der Mitte des Unterschenkels sehnig und vereinigt sich bald darauf mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius. Die gemeinsame Sehne inseriert an der Hinterseite des Tuber calcanei, wobei eine Überkreuzung der Sehnenfasern stattfindet. Dabei verlaufen die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius oberflächlich und inserieren lateral, die des lateralen medial an dem Tuber calcanei. Es ist dies eine Überkreuzung, auf die Parsons (1894) besonders aufmerksam gemacht hat und die bei den Säugetieren fast konstant anzutreffen ist.

β) Der laterale Gastrocnemius

ist mit dem Plantaris, den er vollständig bedeckt, am Ursprunge

innig verwachsen. Die Grenze zwischen beiden Muskeln aber ist deutlich durch den Nerven für den lateralen Gastrocnemius bezeichnet. Der laterale Gastrocnemius entspringt muskulös oberhalb des lateralen Condylus femoris vom Femurschaft, ferner vom Ligamentum genu collaterale fibulare, von der fibularen Circumferenz der Patella, vom Capitulum der Fibula, sowie mit einigen Fasern von der Fascie der Streckseite. Etwas oberhalb der Mitte des Unterschenkels wird der Muskel sehnig und vereinigt sich etwa in der Mitte desselben mit der Sehne des medialen Gastrocnemius, mit dem er gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert.

Die vom Fibulaköpfchen und der Fascie der Streckseite entspringenden Fasern zeigen gegenüber den andern eine gewisse Selbständigkeit. Eine kurze Strecke lang bilden sie sogar eine eigene Sehne. Wie ich es schon bei *Didelphys cancrivora, Dasyurus hallucatus* und *Trichosurus vulpecula* getan habe, so fasse ich auch hier diese vom Capitulum der Fibula und der Fascie der Streckseite herkommenden Muskelfasern des lateralen Gastrocnemius als die ersten Anfänge eines Soleus auf.

γ) Der Soleus

fehlt als selbständiger Muskel. Die ersten Anfänge seiner Anlage aber werden wahrscheinlich durch jene Muskelfasern des lateralen Gastrocnemius repräsentiert, welche vom Capitulum der Fibula und von der Fascie der Streckseite entspringen.

δ) Der Plantaris

ist an seinem Ursprunge mit dem lateralen Gastrocnemius innig verwachsen. Die Grenze zwischen beiden Muskeln wird aber durch den Nervenast für den lateralen Gastrocnemius deutlich bezeichnet. Mit dem lateralen Gastrocnemius entspringt der Plantaris oberhalb des lateralen Condylus vom Femurschaft. Er wird etwas unterhalb der Mitte des Unterschenkels sehnig und bleibt bis nahe an das Tuber calcanei von den beiden vereinigten Gastrocnemii bedeckt. Nahe am Tuber aber taucht die Sehne am medialen Rande der Gastrocnemiussehne an die Oberfläche und legt sich auf dem Tuber selbst über die Insertionsstelle der vorigen, die auf diese Weise von der Plantarissehne zugedeckt wird. In ihrer Lage auf dem Tuber wird die Plantarissehne durch Faserzüge festgehalten, welche von ihr nach den beiden Malleolen ziehen. Die Sehne setzt sich sodann als kräftige Aponeurose in die Planta fort und strahlt in einen

kräftigen medialen, zur starkentwickelten 4. Zehe verlaufenden und einen schwächeren lateralen Strang zur 5. Zehe aus. Diese Stränge endigen zum größten Teil in den Sehnenscheiden der 4. und 5. Zehe, sie inserieren aber auch mit einigen Fasern an der Haut.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b. Tiefe Muskelgruppe.

Die tiefe, unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis und den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der Popliteus

entspringt muskulös vom Capitulum fibulae, eng an die fibularen Fasern des lateralen Gastrocnemius angeschlossen, ferner mit wenigen Fasern vom Ligamentum genu collaterale fibulare. Die Muskelfasern verlaufen schwach divergierend medialwärts und setzen an der medialen Tibiakante an, wobei sie eine kleine Strecke derselben unterhalb des Kniegelenks freilassen.

β) Der Flexor tibialis

ist an seinem Ursprunge mit dem Flexor fibularis innig verwachsen. Er entspringt muskulös hauptsächlich von der hinteren Fläche der Tibia, bis nahe an deren Malleolus herab, ferner von der Membrana interossea. Fibularwärts gehen seine Fasern in die des Flexor fibularis über. Am unteren Drittel des Unterschenkels wird der Muskel zu einer Sehne, welche sich von der des Flexor fibularis deutlich isoliert und von ihr zum größten Teile bedeckt wird. Die Sehne zieht so hinter dem tibialen Malleolus in die Planta, in deren proximalem Drittel sie sich vollständig mit der Sehne des Flexor fibularis vereinigt. Dabei verlaufen die Sehnenfasern des Flexor tibialis oberflächlich und vorwiegend fibularwärts.

γ) Der Flexor fibularis

ist ungefähr ebenso stark wie der Flexor tibialis, jedenfalls nicht, wie das gewöhnlich zu sein pflegt, stärker.

Er entspringt nahezu von der ganzen Hinterseite der Fibula, vom Capitulum abwärts bis nahe an den fibularen Malleolus, ferner von der Membrana interossea. Medialwärts ist er an den oberen zwei Dritteln des Unterschenkels innig mit dem Flexor tibialis verwachsen, so daß seine Fasern unmittelbar in die des Flexor tibialis

überzugehen scheinen. Die am unteren Drittel des Unterschenkels entstehende Sehne isoliert sich von der des Flexor tibialis und verläuft hinter dem tibialen Malleolus oberflächlicher und etwas hinter der Sehne des Flexor tibialis, die sie zum größten Teile deckt. Im proximalen Drittel der Planta vereinigt sie sich mit der Sehne des Flexor tibialis, wobei die Sehnenfasern des Flexor tibialis oberflächlich und vorwiegend fibularwärts, die des Flexor fibularis tiefer und vorwiegend tibialwärts verlaufen.

Inmitten der Planta teilt sich die so entstandene Sehnenplatte in vier Einzelsehnen. Eine besonders kräftige Sehne verläuft zur Endphalanx der sehr stark entwickelten 4. Zehe, eine etwas schwächere zur schwächeren 5. Zehe. Zwei dünne Sehnen verteilen sich an die Endphalangen je einer der durch Syndactylie verschmolzenen 2. und 3. Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

wird durch vier Einzelmuskelchen, die in der Planta von der Sehne des Flexor fibularis entspringen, repräsentiert. An ihrem Ursprunge sind sie miteinander verwachsen. Von diesen Muskelchen verläuft eines zur 5. Zehe, ein zweites zu den durch Syndactylie verschmolzenen Zehen, zwei verlaufen zur 4. Zehe. In seiner Funktion wird der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis vom Plantaris unterstützt, weshalb die Insertionsverhältnisse beider Muskeln an dieser Stelle gemeinsame Besprechung finden mögen.

Zur 5. Zehe entsendet sowohl der Plantaris als auch der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis je eine Sehne. Die Sehne des Plantaris scheint, von der Oberfläche gesehen, diffus in der Sehnenscheide aufzugehen. In Wirklichkeit aber bleibt sie auch innerhalb der Sehnenscheide als Sehne erhalten, spaltet sich hier in zwei Zipfel, welche die tiefe Sehne umgreifen, sich dorsal von ihr wieder vereinigen und an der 2. Phalanx inserieren. Die dünne Sehne des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis legt sich medial an die Sehnenscheide an, verwächst aber weder mit dieser, noch tritt sie mit den innerhalb der Sehnenscheide verlaufenden Sehnen in irgend eine Beziehung, sondern inseriert ganz selbständig an der 2. Phalanx. Sie hat also mit der Perforation gar nichts zu schaffen.

An die 4. Zehe entsendet der Plantaris eine, der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis 2 Sehnen. Die Sehne des Plantaris vereinigt sich mit der lateralen der beiden letzteren und bildet mit ihr die perforierte Sehne der 4. Zehe. Das Verhalten ist dabei dasselbe,

wie es soeben für die 5. Zehe beschrieben worden ist. Die mediale dieser beiden für die 4. Zehe bestimmten Sehnen des Flexor digitorum brevis profundus inseriert selbständig an der 2. Phalanx außerhalb der Sehnenscheide. Sie hat also nichts mit der Perforation zu schaffen. Zur 3. Zehe, die mit der 2. durch Syndactylie verschmolzen ist, geht nur eine Sehne des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis, keine vom Plantaris. Die Sehne verliert sich diffus in der Sehnenscheide. Von einer Perforation habe ich weder an dieser noch an der 2. Zehe etwas bemerkt. Jede der beiden Zehen hat zwar eine eigene Sehnenscheide. Im Innern derselben aber gleitet nur die Sehne des Flexor fibularis.

ε) Der Tibialis posticus

fehlt.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales

fehlen.

B. Innervation.

Der N. tibialis bildet bei *Perameles obesula*, im Gegensatz zu den andern, 1908 von mir untersuchten Marsupialia, längs des ganzen Unterschenkels einen einheitlichen Strang, der sich erst in Höhe des tibialen Malleolus in den N. plantaris lateralis und den N. plantaris medialis teilt.

Die Abgabe der Muskeläste des N. tibialis geschieht in folgender Reihenfolge:

Zuerst wird der Ast für den medialen Gastrocnemius abgegeben. Dieser Nerv zweigt sich schon in der Mitte des Oberschenkels vom N. tibialis ab. Etwas tiefer geht lateralwärts ein zweiter Ast ab, der sich zwischen Plantaris und Gastrocnemius lateralis einbohrt, um den letzteren zu versorgen. Der dritte Ast geht dicht oberhalb des Kniegelenks ab und verläuft zum Plantaris.

Fast in derselben Höhe geht ein vierter Ast ab, der sich an die tiefe Muskelgruppe verzweigt. Der zu höchst entspringende Zweig dieses Astes verläuft zum Popliteus, der nächste in der Tiefe zwischen dem Flexor tibialis und Flexor fibularis auf der Membrana interossea, wo er zu endigen scheint; ein dritter Zweig versorgt den Flexor tibialis, ein letzter gibt erst ein Ästchen an den Flexor fibularis ab und verläuft dann, ziemlich oberflächlich zwischen Flexor tibialis und fibularis, abwärts, wobei er sich an diese beiden Muskeln verästelt.

In Höhe des tibialen Malleolus teilt sich der N. tibialis in den N. plantaris lateralis und den N. plantaris medialis.

Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis wird vom N. plantaris medialis versorgt. Der innervierende Ast geht etwa in der Mitte der Planta von seinem Hauptnerv ab. Vom N. plantaris lateralis habe ich zum tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis keinen Ast beobachtet.

2. Phascolomys.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris repräsentiert.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt muskulös vom medialen Epicondylus femoris. Etwa in der Mitte des Unterschenkels wird der Muskel sehnig und vereinigt sich mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius, worauf beide mit einer gemeinschaftlichen Sehne an der Hinterseite des Tuber calcanei inserieren.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt muskulös vom lateralen Epicondylus femoris, mit einem Teil seiner Fasern aber auch vom Ligamentum genu collaterale fibulare, sowie dem Capitulum der Fibula.

Wie bei *Perameles obesula* und den übrigen von mir untersuchten Marsupialia, so fasse ich auch hier diese vom Capitulum der Fibula entspringenden Muskelfasern als die ersten Anfänge eines nach und nach bei höheren Tieren erstarkenden Soleus auf.

γ) Der Soleus

fehlt. Die ersten Anfänge werden aber wahrscheinlich durch jene Muskelfasern des lateralen Gastrocnemius repräsentiert, welche vom Capitulum der Fibula entspringen.

δ) Der Plantaris

wird an seinem Ursprunge vom lateralen Gastrocnemius vollständig bedeckt. Er entspringt wie dieser vom lateralen Epicondylus femoris. Der Muskel und seine etwa inmitten des Unterschenkels entstehende Sehne bleibt bis nahe an das Tuber calcanei von den beiden Gastrocnemii bedeckt. Nahe am Tuber aber tritt die Sehne des Plan-

taris an die mediale Seite der Gastrocnemius-Sehne, legt sich im weiteren Verlaufe auf sie und deckt so ihre Insertionsstelle am Tuber vollständig zu. Vom Tuber, an das sie sich mit ihren Randpartien festheftet, verläuft die Sehne in die Planta, wo sie sich in einzelnen aponeurotischen Strängen zu den Sehnenscheiden und zur Haut erschöpft.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis und einen Lumbricalis repräsentiert.

α) Der Popliteus

war als solcher an dem Präparat nicht zu erkennen. Ich muß deshalb die Frage offen lassen, ob ein solcher besteht oder nicht.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von den oberen zwei Dritteln der Hinterseite der Tibia. Eine fibularwärts gelegene Portion des Muskels ist mit dem Flexor fibularis innig verwachsen und entspringt mit diesem gemeinsam. Am unteren Drittel des Unterschenkels isoliert sich der Flexor tibialis vollständig von dem Flexor fibularis und geht in seine Sehne über. Diese verläuft in einer Rinne hinter dem tibialen Malleolus, vor der Sehne des Flexor fibularis, betritt dann die Planta, wo sie ein kräftiges Sesambein eingelagert hat, und inseriert schließlich an der proximalen Phalanx des Hallux. Der Ursprung, die Lage und das in die Sehne eingelagerte Sesambein dienen in diesem Falle, trotz der bei den Marsupialia ungewöhnlichen Insertion, als Erkennungszeichen für den Muskel.

γ) Der Flexor fibularis

ist ein kräftig entwickelter Muskel, der tibialwärts innig mit dem Flexor tibialis verwachsen ist.

An den unteren zwei Dritteln des Unterschenkels wird er vom tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis bedeckt, der eine kurze Strecke weit untrennbar mit dem Flexor fibularis verwachsen ist. Der Flexor fibularis entspringt vom Capitulum der Fibula, von der ganzen Hinterseite des Fibularschaftes, sowie von der Membrana interossea. Seine kräftige Sehne verläuft hinter dem tibialen Malleolus

in die Planta und teilt sich hier in vier Sehnen, welche die Sehnen des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis durchbohren und an den Endphalangen der vier fibularen Zehen inserieren. Der Hallux bekommt seine Sehne vom Flexor tibialis.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

ist an seinem Ursprunge vollständig mit dem Flexor fibularis verwachsen, mit dem er gemeinsam vom Schafte der Fibula und der Membrana interossea entspringt. Am unteren Drittel des Unterschenkels isoliert sich der Muskel und bildet eine eigene Sehne, welche in der Planta in vier Teilsehnen übergeht. Jede derselben wird von je einer des Flexor fibularis perforiert und inseriert an den Mittelphalangen der fibularen vier Zehen.

ε) Der Tibialis posticus

fehlt.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Lumbricales.

Ich habe nur einen beobachtet, der aus dem Winkel zwischen den für die 4. und 5. Zehe bestimmten Sehnen des Fl. fib. entsprang und an der tibialen Seite der 5. Zehe inserierte.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt als ersten Ast den zum medialen Gastrocnemius ab. Als zweiter folgt ein Ast, der sich an den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris verteilt.

Der dritte Ast ist sehr stark. Er gibt einen Zweig zur fibularen Ursprungsportion des lateralen Gastrocnemius, einen zweiten stärkeren zum Flexor tibialis und Flexor fibularis ab.

Ein vierter Ast gibt einen Zweig zur Haut des Calcaneus, sowie zwei weitere Zweige zu den unteren Partien des Flexor fibularis und zum tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis ab.

Der N. tibialis selbst teilt sich in Höhe der Malleolen in den N. plantaris lateralis und medialis, die uns hier nicht weiter interessieren.

3. Didelphys marsupialis.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, sowie den Plantaris repräsentiert.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt muskulös vom medialen Epicondylus femoris. Seine etwa in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne vereinigt sich in Malleolenhöhe mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius und inseriert mit dieser gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt gemeinsam mit dem Plantaris vom Epicondylus lateralis femoris, vom Ligamentum genu collaterale fibulare, vom Capitulum der Fibula und der Fascie der Streckseite. Wie bei den andern von mir untersuchten Marsupialia, so fasse ich auch hier die vom Capitulum der Fibula und der Fascie der Streckseite entspringenden Fasern als die ersten Anfänge eines bei höheren Tieren nach und nach erstarkenden Soleus auf. Die Sehne des lateralen Gastrocnemius vereinigt sich in Malleolenhöhe mit der des medialen Gastrocnemius und inseriert mit ihr gemeinsam am Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

fehlt. Die ersten Anfänge aber werden wahrscheinlich durch jene Muskelfasern repräsentiert, welche vom Capitulum der Fibula und der Fascie der Extensorenseite entspringen.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam, von dem er bedeckt wird, vom Epicondylus lateralis femoris. Seine etwa in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne verhält sich in ihrem Verlaufe wie bei *Perameles obesula* und *Phascolomys*. In der Planta geht sie in die Plantarfascie über, welche an den Sehnenscheiden und der Haut inseriert. Innerhalb der Sehnenscheiden sind besonders hervortretende Züge der Plantarisfasern nicht zu beobachten.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, Quadratus plantae und durch sechs Lumbricales repräsentiert.

α) der Popliteus

wie bei *Perameles obesula.*

β) Der Flexor tibialis

verhält sich in bezug auf Ursprung wie bei *Perameles obesula.* Seine Sehne aber teilt sich in der Planta in zwei Teilsehnen, von denen eine am tibialen Randknochen inseriert, während die zweite sich mit der Sehne des Flexor fibularis vereinigt.

γ) Der Flexor fibularis

verhält sich in bezug auf seinen Ursprung etwa wie bei *Perameles obesula.* Seine Sehne aber vereinigt sich in der Planta mit einer Teilsehne des Flexor tibialis. Die so entstandene gemeinsame Sehne teilt sich in fünf Einzelsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

setzt sich aus zwei Portionen zusammen.

Eine entspringt vom Unterschenkel, gemeinsam mit der Muskelmasse des Flexor fibularis, mit der sie innig verwachsen ist. Eine zweite entspringt von der Sehnenplatte, die durch Vereinigung der Sehne des Flexor fibularis mit einer Teilsehne des Flexor tibialis entstanden ist.

Je ein Bündel der ersten Portion vereinigt sich mit je einem der zweiten. Die daraus hervorgehenden Sehnen inserieren an den Mittelphalangen der 3., 4. und 5. Zehe.

Zur 2. Zehe geht eine Sehne, die einem nur von der Sehnenplatte entspringenden Muskelbündel entstammt.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei *Perameles obesula.*

ζ) Der Quadratus plantae,

der hier, im auffallenden Gegensatz zu den übrigen von mir untersuchten Marsupialia, vorhanden ist, entspringt vom Calcaneus sowie von den untersten Partien der Fibula. Er inseriert an der Sehnenplatte des Flexor fibularis.

η) Lumbricales

sind sieben vorhanden. Sie entspringen aus den Winkeln, welche die Sehnen des Flexor fibularis bilden. Je zwei inserieren an den einander zugekehrten Seiten der 5., 4., 3. und 2. Zehe. Einer, der

aus dem Winkel der beiden für den Hallux und die 2. Zehe bestimmten Sehnen entspringt, inseriert an der tibialen Seite der 2. Zehe. Die vier an den tibialen Seiten der Zehen inserierenden gehen in die Dorsalaponeurose der Zehen über, die fibularen drei inserieren an den Sehnen des tiefen Kopfes des Flexor digitorum brevis.

B. Innervation

ähnlich wie bei *Didelphys cancrivora* (vgl. GLAESMER 1908).

4. Didelphys crassicaudata.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, sowie den Plantaris repräsentiert.

α) der mediale Gastrocnemius

wie bei *Didelphys marsupialis.*

β) der laterale Gastrocnemius

wie bei *Didelphys marsupialis.*

γ) Der Soleus

wie bei *Didelphys marsupialis.*

δ) Der Plantaris

wie bei *Didelphys marsupialis.*

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, Quadratus plantae und vier Lumbricales repräsentiert.

α) Der Popliteus

wie bei *Didelphys marsupialis.*

β) Der Flexor tibialis.

Die Sehne teilt sich nicht wie bei *Didelphys marsupialis* in zwei Teilsehnen, sondern vereinigt sich vollständig mit der Sehne des Flexor fibularis.

γ) Der Flexor fibularis.

Seine Sehne vereinigt sich mit der ganzen Sehne des Flexor tibialis und teilt sich nach dieser Vereinigung in fünf Einzelsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

hat ebenso wie bei *Didelphys marsupialis* zwei verschieden hoch entspringende Portionen, die aber beide noch von der Sehnenplatte des Flexor fibularis kommen und nicht wie bei *Didelphys marsupialis* bis auf den Muskelbauch des Flexor fibularis hinaufreichen. Im übrigen verhält sich der Muskel ähnlich wie bei *Didelphys marsupialis.*

ε) Der Tibialis posticus

wie bei *Didelphys marsupialis.*

ζ) Der Quadratus plantae

wie bei *Didelphys marsupialis.*

η) Lumbricales

sind vier vorhanden. Sie entspringen aus den vier Winkeln, welche von den fünf dem Flexor tibialis und fibularis entstammenden Sehnen gebildet werden. Sie inserieren an den tibialen Seiten der 2., 3., 4. und 5. Zehe und gehen in die Dorsalaponeurose dieser Zehen über.

B. Innervation

wie bei *Didelphys marsupialis.*

5. Dasyurus maculatus (?)[1].

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis repräsentiert.

α) Der mediale Gastrocnemius

wie bei *Dasyurus hallucatus* (vgl. Glaesmer 1908).

β) Der laterale Gastrocnemius

wie bei *Dasyurus hallucatus.*

[1] Der Erhaltungszustand des Tieres war nicht mehr so gut, daß es sich mit aller Sicherheit bestimmen ließ.

γ) Der Soleus

fehlt.

δ) Der Plantaris

verhält sich ähnlich wie bei *Dasyurus hallucatus*. Seine Sehne setzt sich in die Plantarfascie fort und teilt sich als solche in mehrere Stränge, von denen einzelne mit den Sehnen des Flexor digitorum brevis in Verbindung treten.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unter- d. h. Dorsalseite der Plantarfascie. Seine Muskelmasse vereinigt sich mit der des tiefen Kopfes und gibt mit diesem zusammen die perforierten Sehnen für die Zehen ab.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und sieben Lumbricales repräsentiert.

α) Der Popliteus

wie bei *Dasyurus hallucatus*.

β) Der Flexor tibialis

verhält sich in bezug auf Ursprung und Verlauf wie bei *Dasyurus hallucatus*. In der Planta aber geht die Sehne in die Plantarfascie des medialen Fußrandes und des reduzierten Hallux über.

γ) Der Flexor fibularis

wie bei *Dasyurus hallucatus*. Seine Sehne teilt sich in vier Einzelsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Plantarfläche der Sehne des Flexor fibularis. Seine Muskelmasse vereinigt sich mit der des oberflächlichen Kopfes und gibt mit letzterem gemeinsam die perforierten Sehnen ab.

ε) Der Tibialis posticus

wie bei *Dasyurus hallucatus*.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Didelphys cancrivora	bewohnt sumpfige Wälder, wohnt auf Bäumen.	strahlt in die Plantarfascie aus. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: entspringt v. Plantarfascie, bildet perforierte Sehne für 2. Zehe. Tiefer Kopf: v. Sehne des Flexor fibularis, gibt perforierte Sehnen f. 3., 4. u. 5. Zehe ab. Zwischen beiden Köpfen keine Ver-Verbdg.	inseriert in Fascie des medialen Fußrandes. Sesamknorpel.	inseriert an den Endphalangen der 5 Zehen. Keine Verbindg. mit Flexor tibialis.
Didelphys marsupialis	bewohnt Wälder. Klettert vorzüglich. Auf dem Boden unbehilflich.	strahlt in die Plantarfascie aus. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: v. Muskel und Sehne des Flexor fibularis, bildet 4 perforierte Sehnen zur 2., 3., 4. und 5. Zehe.	Eine Teilsehne vereinigt sich mit Flexor fibularis, eine 2. inseriert am tibialen Randknochen.	vereinigt sich mit Teilsehne d. Flex. tibialis.
Didelphys crassicaudata.		strahlt in die Plantarfascie aus. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: v. Sehne des Flexor fibularis, bildet 4 perforierte Sehnen zur 2., 3., 4. u. 5. Zehe.	vereinigt sich mit d. Sehne des Flex. fibularis.	vereinigt sich mit d. Sehne des Flex. tibialis.
Dasyurus hallucatus.	Nächtliches Raubtier. Lebt wie Marder. Klettert meist.	strahlt in die Plantarfascie aus und gibt außerdem Sehnen ab, die mit dem Flexor d. brevis perforierte Sehnen bilden.	Oberfl. Kopf: v. Plantarfascie, gibt Sehnen ab, die sich mit Sehnen des tiefen Kopfes u. des Plant. verbinden. Tiefer Kopf: v. Sehne des Flex. fib., gibt Sehnen ab, die sich mit oberfl. Kopf und Plantaris verbinden.	inseriert in Fascie des rud. Hallux und in Plantarfascie des medialen Fußrandes.	bildet 4 Sehnen zu den Endphalangen der 4 entwickelten Zehen. Keine Verbind. mit Fl. tib.

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Dasyurus maculatus. (?)	Der Fuß ist plantigrad.	strahlt in Plantarfascie aus und gibt außerdem Sehnen ab, die mit dem Flexor d. brevis perforierte Sehnen bilden.	Oberfl. Kopf: v. Plantarfascie, verbindet sich mit tiefem Kopf und Plantaris. Tiefer Kopf: v. Sehne des Fl. fib., vereinigt sich mit oberfl. Kopf u. Plantaris. Gemeinsam 4 perfor. Sehnen.	inseriert in Fascie des rud. Hallux und in Plantarfascie des medialen Fußrandes.	bildet 4 Sehnen zu den Endphalangen der 4 entwickelten Zehen. Keine Verbind. mit Fl. tib.
Perameles obesula.	Peramelidae sind omni- oder insectivor. Graben Höhlen.	inseriert in der Plantarfascie, gibt außerdem eine unperforierte Sehne sowie eine ab, die sich mit dem tiefen Kopf des Fl. dig. brevis zur perf. Sehne f. 4. Zehe verbindet.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: v. Sehne des Fl. fib., gibt 3 Sehnen ab, die nicht perforiert werden, eine vereinigt sich mit einer Plantarissehne zur perf. Sehne für die 4. Zehe.	vereinigt sich mit Sehne des Flexor fibularis.	vereinigt sich mit Sehne des Flexor tibialis.
Phascolomys.	ist ein nächtliches Tier. Gräbt Höhlen. Der Fuß ist plantigrad. Nährt sich v. Wurzeln.	strahlt in Plantarfascie aus. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: v. Muskelmasse des Flex. fibularis, gibt 4 perforierte Sehnen ab.	inseriert an Grundphalanx des Hallux. Sesambein.	bildet 4 Sehnen. Keine Vereinigung mit Flexor tibialis.
Trichosurus vulpecula.	ist ein nächtliches Tier. Klettert.	strahlt in die Plantarfascie aus. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: v. Muskelmasse des Flexor fibularis. Gibt 3 perforierte Sehnen ab.	inseriert in der Fascie des medialen Fußrandes. 2 Sesambeine.	bildet 5 Sehnen. Keine Vereinigung mit Flexor tibialis.

η) Lumbricales

sind sieben vorhanden. Ursprung wie bei *Didelphys marsupialis*. Vier treten von den tibialen Seiten der 5., 4., 3. und 2. Zehe, drei von der fibularen Seite der 4., 3. und 2. Zehe in die Dorsalaponeurose über.

B. Innervation

ähnlich wie bei *Dasyurus hallucatus*.

6. Zusammenfassung.

Von den sieben von Max Weber (1904) angegebenen Familien der Marsupialia habe ich insgesamt fünf untersucht, und zwar von jeder dieser Familien einen oder mehrere Vertreter. Um die Variabilität der Verhältnisse besser zeigen zu können, gebe ich S. 204 u. 205 eine tabellarische Übersicht, wobei ich die, viel Gemeinsames und Konstantes darbietenden Muskeln, den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus, Popliteus, Tibialis posticus, Quadratus plantae und die Lumbricales jedoch nicht berücksichtige.

Das Hauptaugenmerk lege ich bei dieser tabellarischen Übersicht auf die Insertionsverhältnisse und die Beziehung der Muskeln zueinander. Ferner konnte ich nicht umhin, auch Lebensweise und Gangart der Tiere zu berücksichtigen, da mir die Funktion der Extremitäten für die Ableitung allgemeiner Gesichtspunkte von großem Werte erschien.

Aus alledem lassen sich folgende für die Marsupialia im allgemeinen gültigen Sätze ableiten:

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und der laterale Gastrocnemius entspringen jeweils vom medialen und lateralen Epicondylus femoris, der laterale Gastrocnemius meist mit dem Plantaris gemeinsam auch noch häufig vom lateralen Meniscus und dem Ligamentum genu collaterale fibulare. In der Regel repräsentiert jeder der beiden Muskeln bis dicht an das Tuber calcanei ein selbständiges Muskelindividuum. Es kommen aber auch Fälle vor, wo beide Muskeln kurz nach ihrem Ursprunge sich verbinden, oder aber ihre Sehnen sich schon Mitte des Unterschenkels zu einer gemeinsamen Sehne vereinigen. Die Insertion erfolgt an der Hinterseite des Tuber calcanei, wobei in der Regel zu beobachten ist, daß die Sehnenfasern des Gastrocnemius medialis oberflächlich und lateralwärts, die des lateralen Gastrocnemius medialwärts verlaufen und ansetzen.

γ) Der Soleus

fehlt. Ich habe in keinem einzigen Falle diesen Muskel vorgefunden. Der laterale Gastrocnemius besitzt aber Muskelfasern, die von dem Capitulum der Fibula, oft auch noch von der Fascie der Streckseite herkommen. Diese Muskelfasern sind oft von der übrigen Muskelmasse auffallend isoliert, in einem Fall gingen sie sogar in eine eigene Sehne über, ohne daß dies aber so ausgesprochen gewesen wäre, um von einem selbständigen Muskel sprechen zu können.

Diese von dem Capitulum der Fibula und der Fascie der Streckseite entspringenden Muskelfasern halte ich für die ersten Spuren eines in der Entstehung begriffenen Soleus. Einen eignen, dieses Muskelbündel allein versorgenden Nerven habe ich nirgends beobachtet.

δ) Der Plantaris

entspringt gemeinsam mit dem lateralen Gastrocnemius, von dem er am Ursprunge zugedeckt wird, vom lateralen Epicondylus femoris, manchmal auch vom lateralen Meniscus und dem Ligamentum genu collaterale fibulare. Seine Sehne wird an der oberen Hälfte des Unterschenkels von den Sehnen der beiden Gastrocnemii bedeckt, gewinnt aber im weiteren Verlaufe eine immer mehr und mehr oberflächliche Lage, tritt erst an die mediale Seite der Gastrocnemius-Sehnen (bzw. -Sehne falls eine Vereinigung schon erfolgt ist), dann auf sie und verläuft, die Insertionsstelle der Gastrocnemii vollständig deckend, über das Tuber calcanei in die Planta. Hier setzt sie sich in eine Plantarfascie oder Plantaraponeurose fort, die besonders an den Fußrändern stark entwickelt zu sein pflegt und oft in der Gegend des Naviculare einen Sesamknorpel oder -Knochen enthält.

Die Insertion dieser Plantarfascie kann nun eine zweifache sein. Ihre Sehnenfasern inserieren in einer Reihe von Fällen an der Haut und an den Sehnenscheiden, wobei sie, man könnte im Gegensatz zu dem nachher zu besprechenden Verhalten sagen, spurlos an diesen Insertionsstellen in das übrige Gewebe einbezogen werden, d. h. ihr Gewebe geht so vollständig in dem Gewebe der Insertionsstelle auf, daß es nicht weiter zu verfolgen ist.

In einer zweiten Reihe von Fällen kommen neben solchen soeben beschriebenen Faserzügen deutlich differenzierte Sehnen vor, welche ebenfalls an die Sehnenscheiden herantreten, hier aber nicht spurlos verschwinden, sondern im Gegenteil innerhalb der Sehnenscheiden weiter verlaufen, sich in zwei Zipfel spalten und von der

jeweiligen Sehne des Flexor perforans perforiert werden. Zuweilen gibt der Plantaris eine Sehne ab, die sich mit einer des Flexor digitorum brevis zu einer perforierten vereinigt.

Nirgends fand ich aber einen Plantaris, der, wie bei den Edentaten gelegentlich, sämtliche perforierten Sehnen abgibt.

Von der Unterseite d. h. Dorsalseite der Plantarfascie entspringt in einzelnen Fällen der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis soll gemeinsam mit dem tiefen Kopf Besprechung finden.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

α) Der Popliteus

entspringt bei den meisten Marsupialia nur vom Capitulum der Fibula, bei einigen fanden sich aber noch außerdem Ursprungsportionen vom Ligamentum genu collaterale fibulare und vom lateralen Meniscus. Einen rein femoralen Ursprung habe ich nicht beobachtet.

β) Der Flexor tibialis

gehört, ebenso wie der Plantaris, zu den sehr variablen Muskeln. Er entspringt nicht nur von der Tibia, sondern oft auch noch von der Fibula und der Membrana interossea.

In bezug auf seine Insertion kann man zweckmäßig drei Gruppen unterscheiden:

1. Die Sehne des Flexor tibialis breitet sich, sobald sie unterhalb des medialen Malleolus in die Planta getreten ist, immer mehr und mehr aus und bedeckt so den medialen Fußrand mit einer eignen Fascie. Sie kann aber auch in andern Fällen als Sehne bestehen bleiben und an der Grundphalanx des Hallux, in andern Fällen am rudimentären Hallux inserieren.

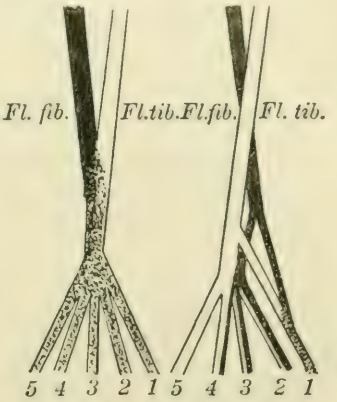
   Charakteristisch für alle diese Fälle ist, daß die Sehne des Flexor tibialis isoliert am medialen Fußrande inseriert und keine Beziehung zum Flexor fibularis erkennen läßt.
2. In einer Reihe von Fällen vereinigt sich die Sehne des Flexor tibialis mit der Sehne des Flexor fibularis, im Prinzip also dieselbe Erscheinung wie bei *Homo*, wo durch gegenseitigen Austausch von Sehnenfasern die Sehnen dieser beiden Muskeln ebenfalls in Verbindung treten. Der Unterschied wird aber bei Betrachtung der schematischen Dar-

stellung S. 209, auf welcher Fig. 2 etwa die Verhältnisse bei *Homo*, Fig. 1 bei jenen Marsupialia darstellt, bei welchen diese Vereinigung der Sehnen erfolgt, sofort klar.

Bei *Homo* erfolgt eine ausgesprochene Überkreuzung der Sehnen von Flexor tibialis und Flexor fibularis, wobei die Sehne des Flexor tibialis oberflächlich liegt.

Bei den Marsupialia ist eine Niveaudifferenz in der Lage der beiden Sehnen nicht zu bemerken, demnach kann auch von keiner eigentlichen Überkreuzung der Sehnen die Rede sein. Die beiden Sehnen legen sich vielmehr mit ihren benachbarten Rändern aneinander und verweben in diffuser Weise ihre Sehnenfasern, so daß ohne weiteres gar nicht ersichtlich ist, zu welchen Zehen die Sehnenfasern des Flexor tibialis, zu welchen die des Flexor fibularis verlaufen. Bei näherem Zusehen ist allerdings doch zu erkennen, daß der Flexor tibialis hauptsächlich Fasern zum Hallux und den benachbarten zwei Zehen abgibt, der Flexor fibularis die 5. und 4. Zehe allein zu versorgen scheint, aber auch Fasern zu der 3., 2. und 1. schickt.

Fig. 1. Fig. 2.



In diesem Verhalten ergibt sich wieder ein Gegensatz zu *Homo*, wo die Verschmelzung der Sehnenfasern nicht in so diffuser Weise erfolgt. Sehr häufig teilt sich bei *Homo* jede der Sehnen in zwei Teilsehnen, von denen je eine stärker bleibt und ihrer Hauptbestimmung zustrebt, während die zweite, dünnere zum je andern Muskel überläuft. So versorgt der Flexor fibularis hauptsächlich die große Zehe — dies ist seine Hauptfunktion —, er schickt aber eine zweite dünnere Sehne zum Flexor tibialis, mit dessen Sehnenfasern er hauptsächlich zur 2. und 3., aber auch zur 4. Zehe verläuft. Der Flexor tibialis versorgt hauptsächlich die 5., 4., 3. und 2. Zehe — dies ist seine Hauptfunktion —, er schickt aber auch eine zweite dünnere Sehne zur Hauptsehne des Flexor fibularis und beugt mit dieser die große Zehe.

Der Flexor tibialis ist also bei *Homo* im Vergleich zum

Flexor fibularis stärker als bei den Marsupialia und versorgt hauptsächlich die lateralen Zehen, bei den Marsupialia die medialen Zehen.

3. Die dritte Reihe von Fällen umfaßt Übergangszustände zwischen den beiden soeben angeführten. Die Sehne des Flexor tibialis teilt sich nämlich in zwei Sehnen. Eine dieser beiden inseriert nach Art der sub 1 beschriebenen Fälle am tibialen Randknochen oder am Metatarsale des Hallux, tritt also in keinerlei Beziehung zum Flexor fibularis. Die zweite vereinigt sich nach Art der sub 2 beschriebenen Fälle mit der Sehne des Flexor fibularis. Diese Übergangszustände sind mir ganz besonders wertvoll und interessant, weil sie eine Brücke für die beiden erstangeführten Befunde bilden, eine Brücke, ohne welche ein Beweis für die Homologie dieses so verschieden sich verhaltenden Flexor tibialis sonst wohl kaum zu erbringen wäre.

γ) Der Flexor fibularis

ist bei allen Marsupialia ein mächtiger Muskel, meist drei- bis viermal stärker als der Flexor tibialis. Er entspringt hauptsächlich von der Hinterseite der Fibula und der Membrana interossea.

In der Planta bildet er eine mächtige Sehne, welche entweder selbständig die vier bis fünf Sehnen zu den Endphalangen der Zehen abgibt, oder aber sich mit einem Teil oder der ganzen Sehne des Flexor tibialis vereinigt, um mit diesem gemeinsam die an den Endphalangen der Zehen inserierenden Sehnen abzugeben. (Näheres Verhalten der Sehnenfasern siehe unter β) Flexor tibialis.)

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

findet hier aus Zweckmäßigkeitsgründen mit dem oberflächlichen gemeinsame Besprechung: Der ganze Flexor digitorum brevis zeigt in seiner Zusammensetzung ein recht variables Verhalten.

In manchen Fällen besteht er aus beiden Ursprungsportionen, dem oberflächlichen und dem tiefen Kopf. In andern Fällen fehlt der oberflächliche Kopf. Ein Fehlen des tiefen habe ich bei den von mir untersuchten Marsupialia jedoch nicht beobachtet, es ist aber wohl möglich, daß auch solche Fälle existieren.

Der oberflächliche Kopf entspringt von der Unter- d. h. Dorsalseite der Plantarfascie, der tiefe von dem Plantarabschnitt der Sehne des Flexor fibularis, er kann aber auch vom Unterschenkelabschnitt

dieser Sehne, ja sogar noch höher, von dem Muskelbauch des Flexor fibularis entspringen.

Jeder der beiden Muskelköpfe gibt Sehnen ab, welche von den Sehnen des Flexor perforans (der sich aus Flexor tibialis und fibularis zusammensetzen kann, oder nur durch den Flexor fibularis dargestellt wird) perforiert werden. Zuweilen verbindet sich eine oder die andre Sehne des oberflächlichen Kopfes mit einer des tiefen, und beide gemeinsam bilden eine perforierte Sehne. Der oberflächliche Kopf bevorzugt mit seiner Versorgung im allgemeinen die medialen, der tiefe Kopf die lateralen Zehen.

Wenn der oberflächliche Kopf fehlt, dann gibt in der Regel der tiefe alle perforierten Sehnen ab. Es gibt aber auch Fälle, wo sich an der Absendung von perforierten Sehnen auch der Plantaris beteiligt, so daß die verschiedensten Kombinationen möglich sind:

1. Der tiefe Kopf gibt sämtliche perforierten Sehnen ab.
2. Einzelne perforierte Sehnen gibt der tiefe, andre der oberflächliche Kopf ab.
3. Einzelne perforierte Sehnen gibt der tiefe, andre der oberflächliche Kopf ab, eine wird gemeinsam vom oberflächlichen und tiefen gebildet.
4. Einzelne perforierte Sehnen gibt der tiefe Kopf ab, andre werden gemeinsam vom tiefen Kopf und vom Plantaris gebildet.
5. Tiefer, oberflächlicher Kopf und Plantaris beteiligen sich an der Bildung von perforierten Sehnen.

Sicherlich würde man bei Untersuchung noch weiterer Marsupialia noch mehr Kombinationen vorfinden.

ε) Der Tibialis posticus

ist ein Muskel, der innerhalb der ganzen Tierreihe wenig oder gar keine Abwechslung darbietet. Er entspringt bei den Marsupialia von der Fibula, vielfach auch von der Membrana interossea und der Fascie des Popliteus und inseriert am Naviculare, bzw. Cuneiforme I. Manchmal fehlt er.

ζ) Der Quadratus plantae.

In meiner Arbeit »Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere« (1908) habe ich diesen Muskel mit Cunningham (1882) als bei allen Marsupialia fehlend verzeichnet. Bei meinen neuen Untersuchungen habe ich aber diesen Muskel bei

einzelnen Marsupialia vorgefunden. Er entsprang in diesem Falle nicht von dem Calcaneus, sondern unterhalb der größten Vortreibung des fibularen Malleolus von der Fibula.

η) Die Lumbricales

sind entweder einfach oder verdoppelt (d. h. sieben an Zahl). Sie entspringen aus den Winkeln, die von den Einzelsehnen des Flexor perforans (der sich aus Flexor tibialis und fibularis zusammensetzt oder nur durch den Flexor fibularis dargestellt wird) gebildet werden. Wenn nur vier Lumbricales vorhanden sind, so inserieren sie meist an der Dorsalaponeurose der Zehen, an die sie von der tibialen Seite herantreten. Wenn sie aber doppelt vertreten sind, dann fand ich in einem Fall nur die vier an die tibiale Seite der vier lateralen Zehen herantretenden Lumbricales in die Dorsalaponeurose fortgesetzt, die fibularen drei setzten sich in die Sehnen des Flexor digitorum brevis fort, in einem andern Fall inserierten alle sieben in der Dorsalaponeurose, in einem dritten Fall fand ich sie zu beiden Seiten der Flexorenscheide inserieren, ohne Beziehung zur Dorsalaponeurose.

7. Vergleichend anatomische Bemerkungen.

Bei Vergleich der Muskelbefunde bei den Marsupialia mit denen der Monotremen ergibt sich, daß die Beugemuskeln des Fußes bei den Marsupialia im allgemeinen auf einer höheren Stufe stehen.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und laterale Gastrocnemius.

Der mediale Gastrocnemius zeigt in bezug auf seinen Ursprung bei den Marsupialia dieselben Verhältnisse wie bei den Monotremen. Der laterale Gastrocnemius aber zeigt bei den Marsupialia schon das Bestreben, seinen Ursprung auf das Femur zu verlegen, während er bei den Monotremen einen rein fibularen Ursprung hat. Die Beziehungen der beiden Muskeln zueinander sind dieselben wie bei den Monotremen. Es gibt Fälle, wo die Muskeln bis zu ihrer Insertion getrennt und selbständig bleiben neben solchen, wo eine Vereinigung der Sehnen schon Mitte des Unterschenkels erfolgt.

γ) Der Soleus.

Ebenso wie bei den Monotremen fehlt der Soleus auch bei den Marsupialia. Während aber bei den Monotremen noch keine Spur

eines solchen bemerkbar ist, zeigen sich bei den Marsupialia schon die ersten Anfänge in Muskelfasern, die dem lateralen Gastrocnemius gegenüber eine gewisse Selbständigkeit aufweisen.

δ) Der Plantaris,

der bei den Monotremen fehlt, ist bei den Marsupialia ein wohlausgebildeter Muskel, der in die Plantarfascie übergeht.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

weist bei den Marsupialia wesentliche Fortschritte auf. Die Sehnen gehen bei den Monotremen in die Sehnenscheiden über, ohne daß innerhalb derselben ein Weiterverlauf bemerkbar wäre. Bei den Marsupialia besteht in der Regel schon eine deutliche Perforation.

Ein Unterschied besteht ferner in der Versorgung der Zehen. Bei den Monotremen bevorzugt der oberflächliche Kopf die lateralen Zehen, bei den Marsupialia die medialen (ähnlich wie bei den Simiaden). Aus diesem Grunde verlaufen oberflächlicher und tiefer Kopf des Flexor digitorum brevis bei den Monotremen nebeneinander, denn der vom lateral gelegenen Calcaneus entspringende Kopf bleibt auch lateral, der von der medial davon gelegenen Flexor-fibularis-Sehne entspringende Kopf bleibt medial. Die beiden Köpfe haben es also nicht nötig, sich zu überkreuzen.

Bei jenen Marsupialia, bei welchen beide Köpfe entwickelt sind, verläuft aber der von der lateral gelegenen Plantarissehne entspringende Kopf medialwärts, der von der medial gelegenen Flexor-fibularis-Sehne entspringende Kopf lateralwärts. Durch diese Überkreuzung muß notwendig der eine Kopf oberflächlich, der andre tiefer zu liegen kommen.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

zeigt bei den Marsupialia schon das Bestreben, seinen Ursprung auf das Femur zu verlegen, während er bei den Monotremen einen rein fibularen Ursprung hat.

β) Der Flexor tibialis

steht bei einigen Marsupialia auf derselben Entwicklungsstufe wie bei den Monotremen. Bei andern aber hat er eine primitivere Entwicklungsstufe beibehalten, bei jenen nämlich, wo eine Vereinigung seiner Sehne mit der des Flexor fibularis erfolgt. Dabei

bevorzugt aber die Sehne des Flexor tibialis die medialen, die des Flexor fibularis die lateralen Zehen. Aus diesem Grunde verlaufen die Sehnenfasern des Flexor tibialis bei diesen Marsupialia in einer Ebene, nebeneinander. Die beiden Sehnen haben es also nicht nötig sich zu überkreuzen.

Anders bei *Homo*, wo der medial gelegene Flexor tibialis vorzugsweise laterale, der lateral gelegene Flexor fibularis mediale Zehen versorgt. Hier muß eine Überkreuzung und damit die oberflächliche Lage des einen, die tiefe des andern zustande kommen.

γ) Der Flexor fibularis

ist bei den Monotremen wie bei den Marsupialia ein sehr kräftiger Muskel. Während er aber bei den Monotremen der alleinige und ausschließliche Beuger der Endphalangen ist, kommen bei den Marsupialia neben diesen Entwicklungsstufen noch ursprünglichere vor. Es sind dies jene Fälle, bei welchen sich die Sehne des Flexor fibularis mit der des Flexor tibialis zum Teil oder ganz vereinigt und sich mit dieser in die Versorgung der Endphalangen teilt. (Siehe auch »Der Flexor tibialis.«)

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

steht, ebenso wie der oberflächliche, bei den Marsupialia insofern auf einer höheren Stufe, als meistens eine deutliche Perforation zustande kommt, während bei den Monotremen die Muskelsehnen in die Sehnenscheiden übergehen, ohne daß sie innerhalb der Sehnenscheiden weiter zu verfolgen wären. Über die Versorgung der Zehen siehe »Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.«

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich bei den Marsupialia ebenso wie bei den Monotremen.

ζ) Der Quadratus plantae,

der bei den Monotremen sehr kräftig ausgebildet ist und vom Calcaneus entspringt, fehlt bei den Marsupialia fast durchweg. In einzelnen Fällen, in denen ich ihn bei den Marsupialia vorgefunden habe, entsprang er aber nicht vom Calcaneus, sondern von der Fibula.

η) Die Lumbricales

fehlen bei den Monotremen, sind bei den Marsupialia aber immer vorhanden. In manchen Fällen sind sie verdoppelt.

II. Insectivora.

1. Erinaceus europaeus (Taf. II, Fig. 1).

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird vertreten durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt muskulös vom medialen Epicondylus femoris. Aus dem Muskelbauch geht eine schlanke Sehne hervor, welche sich etwa in der Mitte des Unterschenkels mit den bereits vereinigten Sehnen von lateralem Gastrocnemius und Soleus vereinigt. Diese durch Verbindung der drei Muskeln entstandene Achillessehne deckt die Plantarissehne zu, tritt dann an deren laterale Seite, wird aber im weiteren Verlaufe von ihr bedeckt und inseriert so an der Hinterseite des Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt gemeinsam mit dem Plantaris, den er, ebenso wie den größten Teil des Soleus zudeckt, vom lateralen Epicondylus femoris. Er vereinigt sich zuerst mit dem Soleus, dann auch noch mit dem medialen Gastrocnemius. Die so entstandene Achillessehne inseriert, von der Plantarissehne bedeckt, an der Hinterseite des Tuber calcanei. Auch bei *Erinaceus* ist zu beobachten, daß die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius oberflächlich verlaufen und lateral, die des lateralen medial am Tuber calcanei inserieren (Parsons 1894).

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum und dem oberen lateralen Viertel der Fibula und wird zum größten Teile vom lateralen Gastrocnemius bedeckt. Seine Sehne verbindet sich mit dem lateralen Gastrocnemius, der sich seinerseits mit dem medialen Gastrocnemius vereinigt. Die gemeinsame Sehne dieser drei Muskeln ist die an der Hinterseite des Tuber calcanei inserierende Achillessehne.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius, von dem er bedeckt

wird, vom lateralen Epicondylus femoris. Mit seinem lateralen Rande legt er sich dicht an den Soleus an und deckt einen Teil des Flexor fibularis. Seine Sehne liegt am unteren Drittel des Unterschenkels unter der Achillessehne, verläuft dann eine kurze Strecke medial von ihr und deckt sie endlich, allmählich breiter und breiter werdend, über dem Tuber calcanei vollständig zu. In ihrer Lage auf dem Tuber wird sie durch Sehnenzüge festgehalten, welche von der Sehne aus nach beiden Malleolen ziehen.

Vom Tuber aus tritt die Sehne in die Planta, wo sie unmittelbar in den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis übergeht, so daß Plantaris und oberflächlicher Kopf ähnlich dem M. digastricus bei *Homo* den Eindruck eines zweibäuchigen Muskels machen, dessen distaler Bauch von einer starken Fascie bedeckt wird.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

geht zum größten Teile unmittelbar aus der Plantarissehne hervor (siehe »Der Plantaris«). Ein kleiner Teil des Muskels aber entspringt von der Plantarseite jenes ersten Teiles selbst und zwar hauptsächlich von seiner Muskelfascie. Es sind dies Muskelfasern, die vorwiegend für die 5. Zehe bestimmt sind. Der ganze so zusammengesetzte oberflächliche Kopf geht in vier Sehnen über, welche je in eine Sehnenscheide der vier lateralen Zehen übergehen. Wenn man diese Sehnenscheide der Länge nach spaltet, so sieht man die Sehne innerhalb der Sehnenscheide weiterverlaufen. Von ihrer Unter- d. h. Dorsalseite sieht man einen dicken sehnigen Ring dorsalwärts um die Sehne des Flexor fibularis ziehen und sich an die Grundphalanx anheften. Von der Dorsalseite dieses Ringes aber gehen zwei Sehnen aus, welche konvergierend distalwärts laufen, sich vereinigen und an der Mittelphalanx ansetzen. Die Sehne des oberflächlichen Kopfes vor dem Ring, der sehnige Ring und die Anfangspartien der zwei daraus hervorgehenden Sehnen sind mit der Sehnenscheide verwachsen. Mitten durch den sehnigen Ring zieht die Sehne des Flexor fibularis. Die proximal vom sehnigen Ring liegende Partie des oberflächlichen Kopfes liegt plantar, die beiden aus dem Sehnenring hervorgehenden Sehnen liegen dorsal von ihr.

Es ist ohne weiteres klar, daß es sich auch hier um eine »Perforation« der Sehnen des Flexor digitorum brevis durch die des Flexor fibularis handelt. Auffallend aber ist, daß die Sehne des Flexor perforatus mit der Sehnenscheide verwachsen ist.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis und den Tibialis posticus.

α) Der Popliteus

entspringt mit kurzer, gedrungener Sehne aus einer Vertiefung der lateralen Fläche des lateralen Femurcondylus. Er breitet sich fächerförmig aus und inseriert an der Hinterseite der Tibia, besonders der medialen Kante. An dieser läßt er die oberste Partie frei, inseriert aber abwärts bis zur Hälfte des Unterschenkels.

β) Der Flexor tibialis

war in einem Falle ein zweiköpfiger Muskel, dessen lateraler Kopf mit dem Soleus vom Fibulaköpfchen, dessen medialer von der hinteren Seite der Tibia, dicht unterhalb des Gelenkes entsprang.

Bei einem zweiten Exemplar, das ich wegen dieses Muskels untersuchte', hat der Flexor tibialis nur einen von der Tibia entspringenden Kopf. Die schlanke Sehne des Flexor tibialis verläuft hinter dem medialen Malleolus, wo sie von den von der Plantarissehne zum Malleolus ziehenden Sehnenfasern festgehalten wird, in die Planta. Oberhalb des Malleolus kreuzt sie die Sehne des Tibialis posticus, indem sie oberflächlich über diese hinweg nach hinten zieht, so daß am medialen Malleolus die Sehne des Flexor tibialis, wie bei *Homo*, hinter der Sehne des Tibialis posticus verläuft.

In der Planta verwebt sich die Sehne des Flexor tibialis innig mit der Sehnenscheide der Halluxsehne. Ihre Sehnenfasern bleiben aber im Gewebe der Sehnenscheide bis zur Endphalanx durch die ausgesprochene Längsstreifung sichtbar. Ein Sesambein fand ich nicht eingelagert.

γ) Der Flexor fibularis

ist der stärkste aller Unterschenkelbeuger. Er wird zum Teil von Soleus und Flexor tibialis bedeckt und entspringt von den oberen zwei Dritteln des Fibulaschafts, von der Membrana interossea und dem oberen Drittel der Tibia, soweit dieses vom Popliteus freigegeben wird.

Die starke Sehne verläuft am medialen Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis. In der Planta teilt sie sich in fünf Sehnen,

die zu den Endphalangen der fünf Zehen verlaufen. Jede Sehne gleitet innerhalb der Sehnenscheide in dem dort befindlichen dicken Sehnenring. (Näheres siehe unter »Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.«)

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

ist ein sehr schwacher Muskel. Er wird in dem einen Falle, wo ein lateraler Kopf des Flexor tibialis besteht, vollständig von diesem bedeckt. Er entspringt vom Capitulum der Fibula. Die zarte Sehne bleibt bis nahe an den medialen Malleolus von der Sehne des Flexor tibialis bedeckt. Oberhalb des Malleolus aber, wo die Sehne des Flexor tibialis sich nach hinten wendet, wird sie sichtbar. Am Malleolus liegt sie vor der Sehne des Flexor tibialis. In der Planta inseriert die Sehne mit divergierenden Fasern am Naviculare.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales

fehlen.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt dicht oberhalb der Gelenkspalte des Kniegelenks zwei Äste in gleicher Höhe ab, einen lateralen und einen medialen. Der mediale versorgt den medialen Gastrocnemius.

Der laterale teilt sich in zwei Zweige, einen Muskelzweig für den lateralen Gastrocnemius und Soleus und einen Hautzweig, den N. communicans tibialis.

Am unteren Rande des Popliteus gibt der N. tibialis lateralwärts einen Ast an den Plantaris, medialwärts Äste an den Popliteus, Flexor tibialis und Tibialis posticus ab.

Noch weiter distal geht ein Ast ab, der zum Teil den Flexor fibularis in mehreren Abständen versorgt, zum Teil einen Hautast für den medialen Malleolus bildet.

Etwas oberhalb des Calcaneus teilt sich der N. tibialis in den N. plantaris lateralis und plantaris medialis.

Der N. plantaris medialis gibt Äste an den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorium brevis und mehrere Hautäste ab. So versorgt

er die Haut der Planta, sowie die der drei medialen Zehen und den medialen Rand der vierten.

Der N. plantaris lateralis tritt unter den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, verläuft dort an dessen lateralem Rand entlang, wobei er dem lateralen Abschnitt des Muskels ein Ästchen abgibt. Dann schickt er, außer Ästen für die tiefen Fußmuskeln, Hautäste für die fünfte, sowie den lateralen Rand der vierten Zehe ab. Die Aufteilung des N. tibialis in mehrere Stränge, wie sie bei den Monotremen und einigen Marsupialia beobachtet ist, besteht also bei *Erinaceus europaeus* nicht.

Über die Muskulatur der Erinaceiden sind mir zwei Arbeiten bekannt geworden, Dobsons große Insectivoren-Arbeit (1882—1883) und eine Arbeit von Parsons (1897).

Dobson hat in bezug auf die Erinaceiden im großen und ganzen dieselben Befunde verzeichnet, wie soeben bei *Erinaceus europaeus* beschrieben wurde. Ein Vergleich wird aber erschwert durch die zum Teil verschiedene Benennung.

So unterscheidet Dobson, ebenso wie Cunningham (1882) bei *Cuscus* zwei Tibiales postici, während ich den einen dieser beiden als Flexor tibialis auffasse.

Den von mir als Flexor fibularis beschriebenen Muskel faßt er als eine Vereinigung von Flexor tibialis und Flexor fibularis auf.

Diese Auffassung war für ihn die nächstliegende, um so mehr, als der Muskel nach seiner Beschreibung in zwei isolierte Sehnen übergeht, die sich oberhalb des Calcaneus zu einer einzigen vereinigen. Dasselbe Verhalten des Flexor fibularis fand ich auch bei einem aus Holland stammenden *Erinaceus europaeus*.

Diese streckenweise markierte Teilung legt natürlich die Vermutung nahe, es handle sich hier um einen Flexor tibialis und einen Flexor fibularis, die sich vereinigt haben.

Ich erinnere nur an *Perameles obesula*, wo ich einen ähnlichen Befund genau so wie Dobson zu deuten gezwungen bin. Zwischen den bei *Perameles obesula* und einigen Erinaceidae vorkommenden Gesamtbefunden besteht jedoch ein großer Unterschied. Dort ist kein einziger Muskel vorhanden, der irgendwie den Anspruch auf die Dignität eines Flexor tibialis erheben könnte. Ja, auch der so gut charakterisierte Tibialis posticus fehlt. Es bleibt also keine andre Auffassung übrig, als höchstens die noch, auch den Flexor tibialis als fehlend zu betrachten.

Bei *Erinaceus* hingegen existiert neben einem Tibialis posticus ein zweiter Muskel, der genau das Verhalten zeigt, wie es bei einigen Marsupialia besteht.

Ein Quadratus plantae war bei meinem Exemplar *Erinaceus* nicht vorhanden. Dobson beschreibt aber diesen Muskel bei andern *Erinaceus*-Arten.

Ebenso hat Dobson bei einem Exemplar einen Lumbricalis zur 3. Zehe gefunden. Es ist möglich, daß ich diesen — vielleicht schwach entwickelten Muskel — übersehen habe. Bei den Insectivoren scheint es ja allgemein mit den Lumbricales schlecht bestellt zu sein.

Richtig entwickelte fand Dobson bei den verschiedensten Erinaceidae höchstens zwei, für die 3. und 4. Zehe.

In bezug auf den Flexor digitorum brevis (oberflächlicher Kopf) ist es interessant, daß Dobson bei einigen *Erinaceus*-Arten auch Ursprungsfasern vom Calcaneus fand.

Parsons (1897) behandelt die mit den Erinaceidae verwandte *Gymnura Rafflesii*, die auch ähnliche Befunde wie *Erinaceus europaeus* darzubieten scheint.

Den unmittelbaren Übergang des Plantaris in den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis faßt Parsons ersichtlich als eine sekundär erworbene Bildung auf, während ich ihn für einen primitiven Zustand halte.

Über den Flexor tibialis bei *Gymnura Rafflesii* sind Parsons und Dobson verschiedener Meinung.

Nach Dobson inseriert der Muskel, den er Tibialis posticus internus nennt, in der Plantarfascie, während der Flexor fibularis alle fünf Sehnen für die Endphalangen abgibt.

Nach Parsons, der dieselben Benennungen gebraucht wie ich, verbindet sich die Sehne des Flexor tibialis mit der des Flexor fibularis.

Parsons kennt die Arbeit Dobsons und scheint ihm die Insertion seines »Tibialis posticus internus« (Flexor tibialis Parsons) in der Plantarfascie nicht recht zu glauben.

Leider steht mir kein Exemplar *Gymnura* zur Verfügung. Ich halte es aber ohne weiteres für möglich, daß beide Befunde richtig sind. Habe ich doch bei zwei engverwandten Tieren, wie *Didelphys cancrivora* und *Didelphys crassicaudata*, in gleicher Weise diese beiden Extreme vertreten gefunden. Es ist möglich, das Parsons und

Dobson nicht dieselbe Species *Gymnura* untersucht haben. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß bei derselben Species Varianten vorkommen, besonders bei einem so inkonstanten und offenbar sprungweise sich entwickelnden Muskel, wie es der Flexor tibialis ist.

2. Talpa europaea (Tafel II, Fig. 2 u. 3).

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe ist vertreten durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris, wird am unteren Drittel des Unterschenkels sehnig und verbindet sich dort mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius. Beide inserieren gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei, wobei eine Überkreuzung der Sehnenfasern stattfindet; die des medialen Gastrocnemius verlaufen oberflächlich lateralwärts, die des lateralen Gastrocnemius medialwärts.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. Etwa in der Mitte des Unterschenkels vereinigt er sich mit der Sehne des medialen Gastrocnemius und inseriert mit dieser gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

fehlt.

δ) Der Plantaris

ist ein recht kräftiger Muskel. Er entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels wird er sehnig und verläuft über das Tuber calcanei, wobei er die Insertionsstelle der beiden Gastrocnemii zudeckt. In der Planta wird seine Sehne breiter und geht zu einem Teile in eine derbe Fascie für den lateralen Fußrand, zum andern Teile in drei zarte Sehnen für die mittleren drei Zehen über. Diese drei Sehnen drehen sich seilartig umeinander, so daß die beiden lateral entspringenden Sehnen schließlich oberflächlich und medial, die medial entspringende lateral zu liegen kommt (Taf. II, Fig. 3). Jede dieser Sehnen verläuft weiterhin

eine kurze Strecke weit auf der entsprechenden Sehne des Flexor fibularis, dann treten die beiden für die 2. und 3. Zehe bestimmten Sehnen an deren medialen Rand und teilen sich hier in eine längere und eine zweite kürzere Teilsehne. Die kürzere inseriert an der Grund-, die längere an der Mittelphalanx. Die für die 4. Zehe bestimmte Sehne tritt hingegen an die laterale Seite der entsprechenden Sehne des Flexor fibularis und teilt sich hier ebenfalls in eine längere und kürzere Teilsehne, von denen die kürzere an der Grund-, die längere an der Endphalanx inseriert.

Beide Sehnen, sowohl die des Plantaris, wie die des Flexor fibularis, sind über den Phalangen von einer gemeinsamen Sehnenscheide eingehüllt, wobei die Teilsehnen der jeweiligen Plantarissehne eng mit der umgebenden Scheide verwachsen sind, so daß es einer künstlichen Trennung bedarf (wie das auf Tafel II, Fig. 3 geschehen ist), um Verlauf und Insertion der Plantarissehne selbst zu zeigen.

Sehr auffallend ist es, daß eine Spaltung der Plantarissehne erfolgt, ohne daß der Flexor fibularis den so entstandenen Schlitz als Durchtrittsstelle benutzt, wie das sonst allgemein der Fall ist. Ferner fällt auf, daß nicht beide Teilsehnen wie sonst an den Mittelphalangen, sondern nur eine dortselbst, die andre aber an der Grundphalanx inseriert. Dieses Verhalten legt den Gedanken nahe, daß die Zweiteilung der Plantarissehne ohne irgendwelche Abhängigkeit von der Sehne des Flexor fibularis erfolgt ist, denn der Flexor fibularis tritt ja hier zu den Plantarissehnen in gar keine Beziehung. Einzig und allein die Funktion des Plantaris, die Richtung, in der seine Sehnen an der Sehnenscheide ziehen, mögen die Ursache sein, daß sich innerhalb der Sehnenscheide die Sehnen in dieser bestimmten Art entwickelt haben. Durch diese Insertionsart wird allem Anschein nach nicht eine reine Plantarflexion, wie bei andern Tieren, bezweckt, sondern eine gleichzeitige Adduction der 2. u. 3. und Abduction der 4. Zehe.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Diese wird nur dargestellt durch den Flexor tibialis und Flexor fibularis.

α) Der Popliteus

fehlt.

β) Der Flexor tibialis

ist ein schwach entwickelter Muskel, der einen schmalen Mittelstreifen des Flexor fibularis deckt. Mit seiner, etwa in der Mitte des Unterschenkels entstehenden Sehne verläuft er hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo er an einem langen Knorpelstäbchen inseriert. Dieses ist durch eine derbe Fascie an den medialen Fußrand befestigt. Ein sehniges Band zieht von seinem distalen Ende zu den proximalen Tarsalknochen.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der ganzen Hinterseite der Tibia bis nahe an deren Malleolus, ferner von der Membrana interossea und mit einigen Fasern auch noch von der mit der Tibia distalwärts verwachsenen Fibula. Die dicht oberhalb des Malleolus entstehende Sehne verläuft am Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis in die Planta, wo sie sich in fünf Sehnen aufteilt, die an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

fehlt.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales

fehlen.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt erst einen Ast für den medialen Gastrocnemius ab. Darauf folgt ein Ast für den lateralen Gastrocnemius, endlich einer, der sich an den Plantaris, Flexor tibialis und Flexor fibularis verzweigt.

Am medialen Malleolus liegt der Nerv nicht, wie gewöhnlich, zwischen der Sehne von Flexor tibialis und Flexor fibularis, sondern auf der Sehne des Flexor fibularis.

In der Planta teilt er sich in den N. plantaris medialis und N. plantaris lateralis.

Aus der Familie der Talpidae beschreibt Dobson (1882—1883) *Talpa europaea*, *Scalops aquaticus*, *Scapanus americanus*, *Condylura*

cristata, *Myogale moschata* und *pyrenaica*, bei denen er ähnliche Befunde, wie ich bei *Talpa europaea* bekommen hat.

Der Flexor tibialis, der mich in allen diesen Fällen besonders interessiert, heftet sich bei den vier zuerst genannten Tieren wie bei meinem Exemplar *Talpa europaea* an einem Sesambein des medialen Fußrandes an.

Bei *Myogale moschata* vereinigt sich die Sehne mit der des Tibialis posticus, bei *Myogale pyrenaica* erfolgt eine Teilung in zwei Sehnen, deren eine zum tibialen Sesambein geht, während die andre an der Grundphalanx des Hallux inseriert. Demnach inseriert die eine Teilsehne bei *M. pyrenaica* ähnlich wie die ganze Sehne des Flexor tibialis bei *Talpa europaea* (tibialer Randknochen) die zweite ähnlich wie bei *Erinaceus europaeus* (Hallux).

Der Tibialis posticus fehlt bei einigen dieser Talpidae, bei andern ist er vorhanden.

3. Sorex araneus.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. Mitte des Unterschenkels vereinigt er seine Sehne mit der des lateralen Gastrocnemius und inseriert mit diesem gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels etwa vereinigt er sich mit der Sehne des medialen Gastrocnemius und inseriert mit diesem gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei. Der Muskel ist fast in seinem ganzen Verlaufe mit dem Plantaris verwachsen.

γ) Der Soleus

fehlt.

δ) Der Plantaris

ist bis nahe an das Tuber calcanei mit dem lateralen Gastrocnemius verwachsen. Er entspringt mit diesem vom lateralen Epicondylus

femoris. Seine Sehne wird in der Mitte des Unterschenkels von der gemeinsamen Sehne der Gastrocnemii bedeckt, dann tritt sie medialwärts, um sich endlich lateralwärts um sie zu schlingen. Auf dem Tuber bedeckt sie die Insertionsstelle der beiden Gastrocnemii und verläuft von da in die Planta, wo sie in vier für die 5., 4., 3. und 2. Zehe bestimmte Sehnen übergeht, welche die Sehnen des Flexor fibularis durchtreten lassen.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis und den Flexor fibularis.

α) Der Popliteus

ist schwach entwickelt. Er entspringt vom lateralen Condylus femoris und inseriert an dem oberen Viertel der medialen Kante der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

ist ein zweiköpfiger Muskel. Der eine Kopf entspringt gemeinsam mit dem Flexor fibularis von der Fibula, die distalwärts mit der Tibia verwächst, ferner von der Membrana interossea; der zweite, schwächere kommt von der Tibia. (Die Verhältnisse erinnern an einen ähnlichen Fall bei *Erinaceus europaeus*.) Die beiden Köpfe gehen in eine gemeinsame Sehne über, welche oberhalb des Calcaneus mit der Sehne des Flexor fibularis verwächst. Aus der gemeinsamen Sehne gehen fünf Teilsehnen hervor, welche mit Ausnahme der Halluxsehne die vier Sehnen des Plantaris perforieren und an den Endphalangen der Zehen inserieren.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt gemeinsam mit dem fibularen Kopf des Flexor tibialis von der Fibula, ferner mit einigen Fasern von der Membrana interossea. Seine Sehne vereinigt sich oberhalb des Calcaneus mit der Sehne des Flexor tibialis. Aus der so entstandenen Sehne gehen fünf Teilsehnen hervor, deren laterale vier die Plantarissehnen perforieren und an den Endphalangen der Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

ε) Der Quadratus plantae fehlt.

ζ) Der Tibialis posticus

fehlt.

η) Die Lumbricales

fehlen.

B. Innervation.

Der N. tibialis splittert sich dicht unterhalb der Gelenkspalte des Kniegelenks in Einzeläste für die Muskeln auf. Jeder Muskel wird von einem besondern Aste, nur der Flexor fibularis und der fibulare Kopf des Flexor tibialis werden von einem gemeinsamen Aste innerviert.

4. Macroscelides.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. Noch ehe er in eine Sehne übergeht, verwächst sein Muskelbauch mit dem des lateralen Gastrocnemius und Soleus, zum Teil sogar mit dem Plantaris.

Oberhalb der Mitte des Unterschenkels geht aus den vereinigten Muskeln von medialem, lateralem Gastrocnemius und Soleus eine gemeinsame Sehne hervor, während die Sehne des Plantaris sich eine kurze Strecke lang davon isolieren läßt. Am unteren Drittel des Unterschenkels sind alle vier Sehnen vereinigt und inserieren gemeinsam am Tuber calcanei. Von da aus aber setzen sie sich in die Planta fort, wo sie sich in vier Sehnen aufteilen, die die entsprechenden Sehnen des Flexor fibularis durchtreten lassen und an den Mittelphalangen der 5., 4., 3. und 2. Zehe inserieren.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt mit dem Plantaris gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Sein Muskelbauch verbindet sich mit dem des Soleus und des lateralen Gastrocnemius; auch der Plantaris steht in lockerer Verbindung mit diesen drei Muskeln, läßt sich aber bis zum unteren Drittel des Unterschenkels von den übrigen Muskeln isolieren. Von da ab aber sind alle vier Sehnen vereinigt. (Weiteres Verhalten siehe unter »Der mediale Gastrocnemius.«)

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum der Fibula. Er verwächst mit dem lateralen Gastrocnemius, dem medialen Gastrocnemius, zum Teil auch mit dem Plantaris. (Weiteres Verhalten siehe unter »Der mediale Gastrocnemius.«)

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius vom lateralen Epicondylus femoris. Er verwächst locker mit dem lateralen, dem medialen Gastrocnemius und dem Soleus, läßt sich aber bis zur Mitte des Unterschenkels von den übrigen drei Muskeln isolieren. Am unteren Drittel des Unterschenkels aber tritt seine Sehne in feste Verbindung mit der Achillessehne und inseriert mit dieser gemeinsam am Calcaneus. (Weiteres Verhalten siehe unter »Der mediale Gastrocnemius.«)

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor fibularis und drei Lumbricales.

α) Der Popliteus

ist verhältnismäßig stark. Ursprung und Insertion wie bei *Sorex*.

β) Der Flexor tibialis

fehlt.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der Fibula und weiter distal von der Verwachsungsstelle der Tibia und Fibula. Die etwa in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne verläuft in einer Rinne hinter dem medialen Malleolus und tritt sodann in die Planta. Hier teilt sie sich in fünf Sehnen auf, deren laterale vier die von lateralem, medialem Gastrocnemius, Soleus und Plantaris abgegebenen Sehnen durchbohren. Sie inserieren an den Endphalangen der fünf Zehen.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

fehlt.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Lumbricales

sind drei vorhanden. Sie entspringen aus den Winkeln, welche von den lateralen vier Sehnen des Flexor fibularis gebildet werden, und inserieren an den tibialen Seiten der 5., 4. und 3. Zehe.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt oberhalb der Vereinigungsstelle des medialen und lateralen Gastrocnemius einen Strahl von Einzelästen ab. Ein Ast versorgt den medialen Gastrocnemius, ein zweiter verzweigt sich an den lateralen Gastrocnemius und Soleus, je ein Ast verläuft sodann zum Plantaris, Popliteus und Flexor fibularis.

In der Planta erfolgt die Aufteilung in den N. plantaris lateralis und N. plantaris medialis.

5. Besprechung der Literatur über andre Insectivora.

Da mir nicht viel Insectivoren zur Verfügung stehen, möchte ich wenigstens kurz die Befunde erwähnen, die Dobson über andre Familien, besonders was den Flexor tibialis und fibularis angeht, verzeichnet.

Centetidae.

Bei *Ericulus* und *Oryzorictes* liegt die Sehne des Flexor tibialis in der Planta oberflächlich von der des Flexor fibularis, schließt sich aber innig an diese an. Der Flexor tibialis gibt Sehnen zum Hallux und der 5. Zehe ab, der Flexor fibularis versorgt die drei mittleren Zehen.

Bei *Solenodon* teilt sich der Flexor tibialis in zwei Sehnen. Die innere, schmälere inseriert an der Basis des ersten Metatarsale, die breitere verschmilzt mit der Sehne des Flexor fibularis. Dobson spricht im Gegensatz zu der bei den Erinaceidae gebrauchten Bezeichnung in diesem, sowie auch in andern ähnlichen Fällen, von einem Flexor tibialis ebenso wie ich und nicht wie dort von einem Tibialis posticus internus. Es ist dies eine gewisse Inkonsequenz seiner Nomenklatur.

Potamogalidae.

Bei diesen beschreibt Dobson einen Flexor digitorum brevis, der perforierte Sehnen für die äußeren vier Zehen bildet. Der Flexor tibialis vereinigt seine Sehne mit der des Flexor fibularis.

Chrysochloridae.

Auch hier vereinigt der Flexor tibialis seine Sehne mit der des Flexor fibularis. Beide gehen in fünf Sehnen über.

Der Flexor digitorum brevis entspringt von der Plantarfascie.

6. Zusammenfassung.

Von den acht von Max Weber (1904) angegebenen Familien der Insectivora sind an dieser Stelle vier, mit je einem Vertreter untersucht worden.

Über die besondere Variabilität aufweisenden Muskeln bringe ich S. 230 eine tabellarische Übersicht. Auch hier lege ich, ebenso wie bei den Marsupialia, das Hauptgewicht auf die Insertionsverhältnisse.

Aus alledem lassen sich folgende für die Insectivora im allgemeinen gültigen Sätze ableiten:

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und laterale Gastrocnemius

entspringen vom medialen und lateralen Epicondylus femoris, der laterale meist mit dem Plantaris gemeinsam. Die beiden Muskeln sind nicht bis zu ihrer Insertion selbständige Individuen, sondern vereinigen sich gewöhnlich etwa in der Mitte des Unterschenkels und inserieren gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei. In einem Falle fand ich die Sehne mit der Plantaris- und Soleussehne gemeinsam sich bis in die Planta fortsetzen und die perforierten Sehnen abgeben (*Macroscelides*).

γ) Der Soleus

fehlt zuweilen. Wenn er vorhanden ist, entspringt er vom Capitulum der Fibula und vereinigt sich mit dem medialen und lateralen Gastrocnemius zum Triceps surae.

δ) Der Plantaris

entspringt gemeinsam mit dem lateralen Gastrocnemius, von dem er am Ursprunge zugedeckt wird, vom lateralen Epicondylus femoris. Seine Sehne wird am oberen Teil des Unterschenkels von der Sehne der beiden Gastrocnemii bedeckt, gewinnt aber im weiteren Verlaufe eine immer mehr und mehr oberflächliche Lage, indem sie erst an die mediale Seite der Gastrocnemius- bzw. Tricepssehne, sodann auf

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Erinaceus europaeus	Nächtlich. Gräbt Höhlen.	geht in die Plantarfascie und in den oberflächl. Kopf des Flex. digit. brevis über. Gibt keine perforierten Sehnen ab.	Oberfl. Kopf: geht unmittelbar aus der Plantarissehne hervor und gibt vier perforierte Sehnen für die lateralen vier Zehen ab. Tiefer Kopf: fehlt.	inseriert in der Sehnenscheide der Halluxsehne. Keine Verbindung mit dem Flexor fibularis.	inseriert an den Endphalangen der fünf Zehen. Keine Verbindung mit dem Flexor tibialis.
Talpa europaea	Gräbt Gänge.	geht in die Plantarfascie des lateral. Fußrandes über u. gibt außerdem 3 perfor. Sehnen für d. mittl. 3 Zehen ab.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	inseriert am tibialen Randknochen. Keine Verbindung mit dem Flexor fibularis.	inseriert an den Endphalangen der fünf Zehen. Keine Verbindung mit dem Flexor tibialis.
Sorex araneus	Die Spitzmäuse bewohnen Wälder, graben aber nicht.	geht in der Planta in vier perforierte Sehnen für die 5., 4., 3. u. 2. Zehe über.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis.	verbindet sich mit der Sehne des Flexor tibialis. Beide geben 5 Sehnen f. d. Endphalangen d. Zehen ab.
Macroscelides	hüpft und springt. Die Bewegungen sind känguruhartig.	verbindet sich mit den Sehnen d. medial., lat. Gastrocnemius u. Soleus. Die gemeinsame Sehne teilt sich in 4 perf. Sehnen für d. 5., 4., 3. u. 2. Zehe.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	fehlt.	teilt sich in 5 Sehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren.

sie tritt und so in die Planta verläuft, wobei sie die Insertionsstelle der Gastrocnemii bzw. des Triceps surae am Tuber calcanei zudeckt.

In der Planta kann sich die Sehne des Plantaris unmittelbar als solche fortsetzen, wobei sie sich sodann in einzelne perforierte Sehnen aufteilt, die an den Mittelphalangen inserieren.

In andern Fällen setzt sich die Plantarissehne zum Teil in den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis fort, während seine oberflächlichen Fasern in eine feine Plantarfascie übergehen.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt in zahlreichen Fällen. Er wird dann durch den Plantaris ersetzt, der statt seiner die perforierenden Sehnen abgibt.

Wenn er vorhanden ist, so geht er unmittelbar aus der Plantarissehne hervor, oder aber er bekommt auch noch — wie Dobson das bei verschiedenen Insectivora beobachtet hat — Ursprungsfasern vom Calcaneus.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

α) Der Popliteus

fehlt zuweilen. Wenn er vorhanden ist, so entspringt er vom lateralen Condylus femoris und inseriert an dem oberen Teil der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

kann fehlen, ist aber in der Regel vorhanden.

Er entspringt dann von der Tibia, manchmal aber auch von der Membrana interossea und der Fibula.

Ein Vergleich der von mir gewonnenen Befunde mit den in der Literatur verzeichneten stellt sich insofern schwierig, als die Nomenklatur, ebenso wie bei den Marsupialia, keine einheitliche ist.

So nennt Dobson den Muskel gern, aber nicht konsequent, einen Tibialis posticus internus (Tibialis posticus externus ist dann der eigentliche Tibialis posticus).

Parsons hingegen hat dieselbe Benennung wie ich. —

In bezug auf die Insertion des Flexor tibialis kann man ähnlich wie bei den Marsupialia drei Grundtypen unterscheiden:

1. Die Sehne des Flexor tibialis inseriert am tibialen Randknochen, der durch die Fascie an den medialen Fußrand befestigt ist, oder an der Sehnenscheide des Hallux. Sie kann sich auch

in zwei Sehnen teilen, deren eine zum tibialen Randknochen, deren andre zum Hallux, z. B. der Grundphalanx geht.

Charakteristisch für alle diese Fälle ist, daß die Sehne des Flexor tibialis für sich allein am medialen Fußrande inseriert und keine Beziehung zum Flexor fibularis erkennen läßt.

2. In einer Reihe von andern Fällen vereinigt sich die Sehne des Flexor tibialis mit der Sehne des Flexor fibularis. Ich habe bei der leider beschränkten Anzahl von untersuchten Insectivoren diesen Befund nur bei *Sorex araneus* vertreten gefunden, Parsons beschreibt einen solchen aber auch bei *Gymnura*, Dobson bei *Chrysochloris* und den Potamogalidae.

Von einer Überkreuzung der Sehnen habe ich bei *Sorex* nichts bemerkt. Die Sehne des Flexor tibialis verwebt ihre Sehnenfasern mit denen des Flexor fibularis so innig, daß der weitere Verlauf der Sehnenfasern, besonders bei den kleinen Proportionen von *Sorex*, kaum zu beobachten ist. Vorwiegend verlaufen aber auch hier die Sehnenfasern des Flexor tibialis zum Hallux, während der Flexor fibularis besonders die 2., 3., 4. und 5. Zehe versorgt. Dobson sah in einigen Fällen den Flexor tibialis außer zum Hallux auch eine Sehne zur 5. Zehe abgeben, während der Flexor fibularis die mittleren drei Zehen versorgte.

3. Die dritte Reihe von Fällen umfaßt Übergangszustände zwischen den beiden soeben angeführten. Die Sehne des Flexor tibialis teilt sich nämlich in zwei Sehnen. Die eine dieser beiden verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis, während die andre am medialen Fußrande, sei es am tibialen Randknochen oder an Knochen des Hallux, inseriert (z. B. am Metatarsale I). Ich habe einen solchen Befund zwar leider bei meinen vier Tieren nicht zu verzeichnen, Dobson beschreibt aber solche Fälle, z. B. bei *Solenodon*.

Diese Übergangszustände sind ganz besonders wertvoll und interessant, weil sie zwischen den beiden vorerst angeführten Extremen vermitteln und die Homologie derselben beweisen.

γ) Der Flexor fibularis

ist bei den Insectivoren der stärkste Muskel des Unterschenkels. Er entspringt hauptsächlich von der Fibula, kann aber auch Fasern von der Tibia und der Membrana interossea bekommen. In der

Planta spaltet sich seine Sehne gewöhnlich in fünf Teilsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren. In andern Fällen aber vereinigt sich die Sehne des Flexor fibularis mit einem Teil oder den ganzen Sehnen des Flexor fibularis, und beide gemeinsam geben die fünf Sehnen für die Endphalangen ab. Dabei bevorzugt dann der Flexor tibialis den Hallux, kann aber auch nach Dobson eine Sehne zur 5. Zehe abgeben, während der Flexor fibularis die vier lateralen oder wenigstens die 2., 3. und 4. Zehe versorgt.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt bei den von mir untersuchten Insectivora und scheint, soweit ich dies aus der Literatur ersehen kann, bei allen Insectivora zu fehlen.

ε) Der Tibialis posticus

wie bei den Marsupialia.

ζ) Der Quadratus plantae

ist nicht konstant vorhanden. Er ist aber bei *Gymnura* von Parsons und Dobson, bei einigen Potamogalidae und andern von Dobson beobachtet.

Nach diesen Angaben ist das Verhalten des Muskels meist etwas anders, als wir es vorzufinden gewohnt sind.

Er entspringt gewöhnlich vom Calcaneus, aber Dobson beschreibt auch gelegentlich Ursprungsfasern von der tiefen Plantarfascie. Auffallend aber ist die Insertion. Nach Parsons bildet der Muskel in einem Falle eine Sehne, die über die Sehnen der langen Flexoren hinwegläuft und an der Endphalanx des Hallux inseriert. Der Fall erinnert an den von mir bei *Myrmecophaga jubata* beschriebenen, wo ein Teil der Muskelmasse in eine Sehne übergeht, die gemeinsam mit der Halluxsehne des Flexor fibularis zur Endphalanx dieser Zehe verläuft.

Noch auffallender aber ist die von Dobson bei den Potamogalidae beobachtete Insertion. Hier ist der Quadratus plantae eng mit dem Flexor digitorum brevis verbunden (dem oberflächlichen Kopf!).

Während ein Teil des gemeinsamen Muskels nun die perforierten Sehnen für die vier äußeren Zehen abgibt, inseriert die größere Masse an der Oberfläche der vereinigten Sehne von Flexor tibialis und Flexor fibularis. Dabei sind einige Muskelfasern deutlich in die Lumbricales fortgesetzt (wie bei *Myrmecophaga jubata*!).

Jedenfalls ist der die perforierten Sehnen abgebende Muskelteil als oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis aufzufassen, der übrige Muskelteil als Quadratus plantae.

η) Die Lumbricales

sind bei den Insectivoren fast nie vollzählig vertreten. Zuweilen fehlen sie vollständig, meist sind die für die 3. und 4. Zehe vorhanden.

7. Vergleichend anatomische Bemerkungen.

Ein Vergleich der bei den Insectivora gewonnenen Muskelbefunde mit denen der Marsupialia ergibt, daß die Insectivoren im Verhalten vieler Muskeln etwa dieselbe Stufe einnehmen wie die Marsupialia, im Verhalten andrer aber wieder diesen weit voraus sind.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und laterale Gastrocnemius.

Der mediale Gastrocnemius entspringt wie bei den Monotremen und Marsupialia. Der laterale Gastrocnemius, der bei den Marsupialia schon deutlich das Bestreben zeigte, seinen Ursprung von der Fibula auf das Femur zu verlegen, entspringt bei den Insectivora rein femoral.

Die innige Zusammengehörigkeit des medialen und lateralen Gastrocnemius ist bei den Insectivora viel ausgesprochener als bei den Marsupialia. Während eine Vereinigung der beiden Sehnen bei den Marsupialia eine Ausnahme ist, ist sie bei den Insectivora die Regel.

γ) Der Soleus,

der bei den Marsupialia durchweg fehlt oder nur mit einigen Muskelfasern angedeutet war, ist bei den Insectivora, wenn er vorhanden ist, ein recht kräftiger, gut entwickelter Muskel, der sich mit den beiden Gastrocnemii zum Triceps surae vereinigt. Das Vorhandensein eines Triceps surae und einer Achillessehne in dem Sinne wie bei *Homo* ist bei den Marsupialia nirgends, soweit mir bekannt, beschrieben.

δ) Der Plantaris

zeigt bei den Insectivora außer ähnlichen, wie bei den Marsupialia bestehenden Verhältnissen auch noch wesentlich andre. Hierher gehört der unmittelbare Übergang der Plantarissehne in den oberfläch-

lichen Kopf des Flexor digitorum brevis, sowie die unmittelbare Abgabe von perforierten Sehnen. Der erstere dieser beiden Fälle lehnt sich einigermaßen an bei Marsupialia anzutreffende Befunde an, wo der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis von der Innenseite der aus der Plantarissehne hervorgehenden Plantarfascie entspringt. Der zweite Fall hat einige Ähnlichkeit mit jenen Fällen bei Marsupialia, wo der Plantaris statt des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis eine perforierte Sehne abgibt.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis,

der bei den Marsupialia in der Regel vorhanden ist, fehlt bei den Insectivoren sehr häufig. Dieses Fehlen steht im Zusammenhang mit dem Verhalten des Plantaris, der dann statt seiner die perforierten Sehnen abgibt.

In einzelnen Fällen geht der Muskel unmittelbar aus der Sehne des Plantaris hervor.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

α) Der Popliteus

fehlt zuweilen. Wenn er vorhanden ist, so entspringt er im allgemeinen rein femoral, während er bei den Monotremen einen rein fibularen Ursprung aufweist, bei den Marsupialia aber schon das Bestreben zeigt, allmählich vollständig mit seinem Ursprung auf das Femur zu wandern.

β) Der Flexor tibialis

zeigt bei den Insectivora dieselben drei Grundtypen der Insertion wie bei den Marsupialia.

γ) Der Flexor fibularis

ist bei den Insectivora ebenfalls wie bei den Marsupialia der stärkste Muskel des Unterschenkels. Er verhält sich im allgemeinen wie bei den Marsupialia. Während er bei den Monotremen der alleinige und ausschließliche Beuger der Endphalangen ist, kommen bei den Marsupialia und Insectivora Fälle vor, wo der Flexor tibialis sich mit dem Flexor fibularis vereinigt und beide gemeinsam die Versorgung der Endphalangen übernehmen.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis,

der bei den Marsupialia, soweit mir bekannt, immer vorhanden ist, fehlt bei den Insectivora in der Regel. Die perforierten Sehnen

werden vom Plantaris oder dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis abgegeben.

ε) Der Tibialis posticus

wie bei den Marsupialia.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt bei den Insectivora nicht so häufig wie bei den Marsupialia. Er zeigt bei den Insectivora manchmal Verhältnisse, die sehr auffallend sind (s. unter »Zusammenfassung«).

η) Die Lumbricales,

die bei den Marsupialia sehr regelmäßig vorhanden, ja manchmal sogar verdoppelt sind, sind bei den Insectivora fast nie vollzählig vertreten. Zuweilen fehlen sie ganz.

III. Edentata.

1. Orycteropus aethiopicus. (Taf. II, Fig. 4.)

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt mit starker Sehne vom medialen Epicondylus femoris und vom Ligamentum genu collaterale tibiale. Seine Sehne vereinigt sich mit einem Teil des lateralen Gastrocnemius. Die gemeinsame Sehne, in die auch ein vom Beckengürtel kommender Muskel ausläuft, inseriert am Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt mit starker Sehne, in die ein Sesambein eingelagert ist, vom lateralen Epicondylus femoris. Seine Muskelmasse teilt sich in zwei, verschieden sich verhaltende Portionen. Während ein kleiner Teil des Muskels sich mit dem medialen Gastrocnemius vereinigt, verbindet sich die Hauptmasse des Muskels mit dem Soleus und inseriert mit diesem zusammen am Tuber calcanei, etwas lateral und vor der Sehne der beiden Gastrocnemii. Von der Beugeseite aus gesehen, liegt also die Sehne der beiden Gastrocnemii oberflächlich und medial von der Gastrocnemius-Soleussehne.

γ) Der Soleus

ist ein schwacher, plattgedrückter Muskel, der in seiner ganzen Länge die mittleren Partien des Flexor fibularis deckt. Er entspringt von einem, unmittelbar unterhalb des Gelenkes befindlichen starken Fortsatz der Fibula und inseriert, gemeinsam mit der Hauptmasse des lateralen Gastrocnemius, an dem Tuber calcanei. Dabei liegt diese Gastrocnemius-Soleusinsertionsstelle etwas vor und lateral von der Insertionsstelle der Gastrocnemii (s. auch »Der mediale Gastrocnemius«).

δ) Der Plantaris

ist sehr stark entwickelt. Er entspringt mit starker Sehne vom lateralen Epicondylus femoris und wird am Ursprunge vom lateralen, weiter distalwärts von beiden Gastrocnemii bedeckt. Seine Sehne kommt am unteren Teil des Unterschenkels medial von der Sehne der beiden Gastrocnemii an die Oberfläche, schlingt sich um jene und tritt, über ihren Ansatz am Tuber calcanei hinweglaufend, in die Planta. Dort wird sie zu einer breiten Sehnenplatte, welche sich in der Mitte der Sohle in vier Sehnen teilt. Jede der Sehnen wird in der Gegend der Metatarso-Phalangealverbindung breiter und scheint, von der Oberfläche gesehen, diffus in der Sehnenscheide der 2., 3., 4. und 5. Zehe aufzugehen. In Wirklichkeit bleibt sie aber auch innerhalb der Sehnenscheide als Sehne erhalten, spaltet sich hier in zwei Zipfel, welche die tiefe Sehne umgreifen und sich dorsal von ihr wieder vereinigen, um so an der zweiten Phalanx zu inserieren. Diese Verhältnisse sind erst dann zu beobachten, wenn man die Sehnenscheide spaltet und aufklappt. Beim Öffnen der Sehnenscheide ergibt sich, daß die Plantarissehne im Anfang ihrer Spaltung innig mit der Sehnenscheide verwachsen ist (auf Taf. II, Fig. 4 ist eine Sehnenscheide abpräpariert). Die ganze Sehnenscheide umfaßt die beiden in ihr lagernden Sehnen und heftet sich zu beiden Seiten an Knochen und Periost der Phalangen an, wobei ein kleiner Teil der Fasern, die zumeist quer verlaufen, sich auch auf die Dorsalseite der Zehe fortsetzt. Der Hauptteil der Fasern aber verläuft unter, d. h. dorsal von der tiefen Sehne und verwebt sich dort mit dem Periost und den Fasern der andern Seite.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

entspringt sehnig vom lateralen Condylus femoris und inseriert an der Hinterseite der Tibia bis zur Mitte des Unterschenkels herab.

β) Der Flexor tibialis

entspringt gemeinsam mit dem Flexor fibularis vom Fibula-Fortsatz, und zwar liegen seine Ursprungsfasern medial von denen des Flexor fibularis. Außerdem bekommt der Muskel Ursprungsfasern von der Membrana interossea. Den unmittelbar der Tibia auflagernden Tibialis posticus deckt er fast vollständig zu.

Am medialen Malleolus tritt seine Sehne hinter die des Tibialis posticus und teilt sich in der Planta in zwei Sehnen. Die eine dieser beiden heftet sich mit einem Teil ihrer Fasern am Metatarsale I an, zum andern Teil läuft sie in die Fascie, welche die Grundphalanx bedeckt, aus. In diesen zweiten Teil der Sehnenfasern ist in Gegend des Tarso-Metatarsalgelenkes ein Sesamknorpel eingelagert.

Die zweite Sehne des Flexor tibialis vereinigt sich mit der Sehnenplatte des Flexor fibularis. Ihre Sehnenfasern verlaufen dabei oberflächlich und ziehen hauptsächlich zur 1. Zehe, während der Rest der Fasern zur 5., zum Teil auch noch zur 4. Zehe zieht.

γ) Der Flexor fibularis

ist ein sehr kräftiger Muskel. Er bedeckt die ganze Fibula, den größten Teil des Flexor tibialis und die Membrana interossea.

Er entspringt unterhalb des Soleus-Ursprunges und lateral vom Ursprunge des Flexor tibialis vom Fibulafortsatz, ferner von der Membrana interossea und dem inneren Rand der Tibia. Seine Sehne verläuft am medialen Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis und bildet, in die Planta tretend, eine breite Sehnenplatte, welche von der des Plantaris bedeckt wird.

Nach Aufnahme der einen Teilsehne des Flexor tibialis teilt sich die ganze Sehne in fünf Einzelsehnen, welche in der oben angegebenen Weise (s. »Oberflächliche Muskelgruppe« unter Plantaris) die Sehnen des Plantaris perforieren und an den Endphalangen der fünf Zehen inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

entspringt, eng angeschlossen an die beiden vorigen Muskeln, vom Fibulafortsatz, sowie vom proximalen Viertel der Tibia. Seine Sehne, die erst am unteren Viertel des Unterschenkels entsteht, tritt am medialen Malleolus vor die Sehne des Flexor tibialis und inseriert in der Planta, bedeckt von der Sehne des Flexor tibialis, am Metatarsale und Cuneiforme I.

ζ) Dér Quadratus plantae

fehlt. An seiner Stelle besteht aber ein kräftiges Ligament.

η) Die Lumbricales.

Es sind vier vorhanden. Sie entspringen aus den Winkeln, welche von den fünf Sehnen des Flexor perforans gebildet werden, und inserieren an der Tibialseite der Sehnenscheiden für die 2., 3., 4. und 5. Zehe.

B. Innervation.

Der N. tibialis verläuft auf der tiefen Schicht der Beugemuskeln, d. h. bedeckt von den Gastrocnemii und dem Soleus, abwärts und gibt folgende Muskeläste ab:

Der erste derselben geht zum medialen Gastrocnemius.

Der zweite bildet drei Zweige:

Einer derselben geht zum Plantaris, sowie jenem Abschnitt des lateralen Gastrocnemius, der sich mit dem medialen vereinigt.

Ein zweiter verläuft zum größeren, mit dem Soleus sich verbindenden Abschnitt des lateralen Gastrocnemius, sowie zum Soleus.

Ein dritter versorgt den Plantaris (dieser Muskel wird aber außerdem distalwärts noch von zwei weiteren, selbständig aus dem N. tibialis entspringenden Ästen versorgt).

Der dritte Ast bildet ebenfalls drei Zweige:

Einer versorgt den Flexor fibularis.

Ein zweiter teilt sich in drei Ästchen: eines für die tiefe Schicht des Flexor fibularis, ein zweites für den Flexor tibialis, ein drittes für den Tibialis posticus.

Ein dritter Zweig versorgt den Popliteus, in den er von distal her eintritt.

Als vierter und fünfter Ast gehen vom N. tibialis zwei Nerven für den Plantaris ab, die etwa in der Mitte des Unterschenkels in den Muskel eintreten.

Über *Orycteropus aethiopicus* sind mir keine myologischen Arbeiten bekannt geworden, wohl aber fand ich zwei, die Muskulatur des in Südafrika vorkommenden *Orycteropus capensis* betreffende Untersuchungen von Humphry (1868) und Galton (1870).

Obwohl es sich um zwei verschiedene Arten handelt, scheinen

sich die Muskeln doch sehr ähnlich zu verhalten. Ein Vergleich wird allerdings dadurch erschwert, daß in Humphrys Arbeit mehrere Muskeln offensichtlich falsch bestimmt sind.

Als Gastrocnemius faßt Humphry alle oberflächlich vom N. tibialis gelegenen Muskeln auf, er rechnet also auch Soleus und Plantaris hinzu. Den Soleus beschreibt er als dritten Kopf, den Plantaris als tiefere Portion des lateralen Gastrocnemius.

Außer dem Gastrocnemius bespricht er von den langen Flexoren nur noch einen Flexor digitorum und einen Tibialis posticus. Unter dem »Flexor digitorum« beschreibt er einen Muskel, der dem Flexor fibularis von *Orycteropus aethiopicus* entsprechen dürfte. Die beiden von mir als Flexor tibialis und Tibialis posticus beschriebenen Muskeln faßt er als einen einzigen, einen Tibialis posticus mit zwei Sehnen auf. Da Galton diese beiden Muskeln ebenfalls als Tibialis posticus mit zwei Sehnen beschreibt, so halte ich es für möglich, daß sie bei *Orycteropus capensis* fest verwachsen sind und so den Eindruck eines einzigen machen. Bei *Orycteropus aethiopicus* waren sie deutlich getrennt.

Den »Tibialis posticus« ausgenommen, stimmt Galtons Beschreibung der Muskeln mit der meinigen völlig überein.

Jenen Muskel aber, den ich bei *Orycteropus aethiopicus* vom Oberschenkel zum Calcaneus verlaufen und sich mit der Sehne des medialen und einem Teil des lateralen Gastrocnemius verbinden sah, erwähnt weder Humphry noch Galton. Wahrscheinlich ist er also bei *Orycteropus capensis* nicht vorhanden.

Als rudimentären Flexor accessorius beschreibt Humphry jenes Ligament, das ich auch bei *Orycteropus aethiopicus* an Stelle des Quadratus plantae vorgefunden habe.

2. Manis.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Condylus und Epicondylus femoris. Er wird etwa Mitte des Unterschenkels sehnig und vereinigt sich so-

dann mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius. Beide inserieren gemeinsam am Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

ist mit dem Plantaris bis zur Mitte des Unterschenkels fast innig verwachsen. Er entspringt mit diesem vom lateralen Epicondylus femoris, wird schon oberhalb der Mitte des Unterschenkels sehnig und verbindet sich sodann mit der Sehne des medialen Gastrocnemius. Beide inserieren gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

ist ein kräftiger Muskel, der vom Capitulum der Fibula und der Fascie der Streckseite entspringt. Er ist mit dem Flexor fibularis zum Teil verwachsen. Er bleibt bis zum Calcaneus herab muskulös, nur seine Oberfläche bedeckt sich mit einer breiten Sehne. Seine Insertion erfolgt vor und lateral von der Insertionsstelle der Gastrocnemii am Tuber calcanei. Eine Verbindung der beiden Gastrocnemii mit dem Soleus zu einem Triceps surae besteht also nicht.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam, mit dem er bis zur Mitte des Unterschenkels verwachsen ist, vom lateralen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels isoliert sich seine Sehne von der des lateralen Gastrocnemius und verläuft, bedeckt von der gemeinsamen Sehne der beiden Gastrocnemii, abwärts zum Calcaneus, wo sie vor und medial von derselben am Tuber calcanei inseriert. Eine Fortsetzung der Plantarissehne in die Planta habe ich nicht beobachtet.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der plantaren und medialen Seite des Tuber calcanei. Der kräftige Muskel geht in vier Sehnen über, welche an den Sehnenscheiden der 2., 3., 4. und 5. Zehe inserieren, wo sie sich innig mit den Fasern der Sehnenscheiden verweben. Wenn man diese Sehnenscheiden spaltet und aufklappt, dann kann man bei genauem Zusehen allerdings auch innerhalb derselben Längszüge der Sehne weiterlaufen sehen. Diese Züge liegen zu beiden Seiten der Sehne des Flexor fibularis und verlaufen im Gebiet der Mittelphalangen hinter, d. h. dorsal von derselben. Die Bahn einer »perforierten« Sehne erscheint demnach deutlich vorgezeichnet, ohne daß

es aber zu einer ausgesprochenen Sehnenbildung des oberflächlichen Beugers und einer Perforation käme.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Diese wird vertreten durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und drei Lumbricales.

α) Der Popliteus

verhält sich wie bei *Orycteropus aethiopicus*.

β) Der Flexor tibialis

bedeckt den Tibialis posticus. Am Ursprunge ist er mit dem Flexor fibularis verwachsen. Er entspringt nur mit wenig Fasern von der Tibia, in der Hauptsache mit dem Flexor fibularis gemeinsam von der Fibula und der Membrana interossea. In der Planta inseriert der Muskel am Metatarsale I, sowie einem kleinen tibialen Randknochen, der durch die Fascie am medialen Fußrand befestigt ist.

γ) Der Flexor fibularis

ist sehr kräftig. Er wird zum Teil vom Soleus bedeckt, mit dem er am oberen Drittel des Unterschenkels verwachsen ist. Der Muskel entspringt von der Hinterseite der Fibula und der Membrana interossea. In der Planta teilt sich seine Sehne in fünf Teilsehnen, welche an den Endphalangen der Zehen inserieren. Eine Verbindung des Muskels mit dem Flexor tibialis besteht nicht.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

macht auf den ersten Blick den Eindruck von zwei Lumbricales.

Es sind dies zwei kleine Muskelbündel, die von dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis bedeckt werden und (zum Teil als Fortsetzung des Quadratus plantae) von der Sehne des Flexor fibularis entspringen, bevor diese sich in ihre Teilsehnen aufteilt. Sie gehen unter den entsprechenden Sehnen des oberflächlichen Kopfes in die Sehnenscheiden der 3. und 4. Zehe über, ohne vorher mit den Sehnen des oberflächlichen Kopfes zu verwachsen.

ε) Der Tibialis posticus

ist ziemlich stark. Er wird vom Flexor tibialis bedeckt und entspringt von der Tibia, Fibula und Membrana interossea. Er inseriert ungefähr wie bei *Orycteropus aethiopicus*.

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt von der medialen Seite des Tuber calcanei und inseriert hauptsächlich an der Plantarseite und am fibularen Rand der Sehne des Flexor fibularis. Ein Teil seiner tibial gelegenen Muskelfasern setzt sich in den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis fort, während ein zweiter Teil sehnig wird und sich mit der Hallux-Sehne des Flexor fibularis verbindet.

η) Die Lumbricales.

Es sind drei vorhanden, die aus den drei Winkeln, welche von der 2., 3., 4. und 5. Sehne des Flexor fibularis gebildet werden, entspringen.

Ein Lumbricalis entspringt aus dem Winkel zwischen 2. und 3. Sehne und inseriert an der tibialen Seite der 3. Zehe.

Ein zweiter entspringt aus dem Winkel zwischen 3. und 4. Sehne und inseriert an der tibialen Seite der 4. Zehe.

Ein dritter entspringt aus dem Winkel zwischen 4. und 5. Sehne und inseriert mit je einer Sehne an den einander zugekehrten Seiten der 4. und 5. Zehe.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt einen Ast zum medialen Gastrocnemius ab.

Ein zweiter Ast versorgt den lateralen Gastrocnemius und Plantaris.

Ein dritter Ast geht zum Popliteus und Flexor fibularis.

Ein vierter verzweigt sich an den Flexor tibialis und Tibialis posticus.

Ein fünfter Ast innerviert den Soleus und Flexor fibularis.

Ein sechster verzweigt sich nochmals an den Flexor fibularis.

Oberhalb des Malleolus teilt sich der übrigbleibende Stamm des N. tibialis in den N. plantaris lateralis und den N. plantaris medialis.

Der N. plantaris medialis teilt sich seinerseits wieder in zwei Äste.

Einer dieser beiden Äste, der mediale, scheint rein sensibel zu sein, der laterale dagegen verzweigt sich an den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

Der N. plantaris lateralis teilt sich ebenfalls in zwei Äste.

Der mediale dieser beiden verläuft unter dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis und gibt einen

Zweig an den Quadratus plantae, einen zweiten an den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, einen dritten an den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis ab. Dann tritt der übrigbleibende Stamm am lateralen Rande des Flexor fibularis in die Tiefe.

Der laterale Ast des N. plantaris lateralis tritt unter den Quadratus plantae, dem er Zweige abgibt, und setzt sich dann medialwärts fort.

Über *Manis Dalmanni* hat Humphry (1870) Untersuchungen veröffentlicht, deren Resultate ich, soweit sie hier in Betracht kommen, kurz wiedergebe.

Beim medialen Gastrocnemius beschreibt Humphry auch Ursprungsfasern vom Abductor magnus. In bezug auf den lateralen Gastrocnemius und Soleus hat er etwa dieselben Befunde wie ich.

Der Plantaris ist nach Humphry vom Gastrocnemius nicht isolierbar. Bei meinem Exemplar war die Sehne des Plantaris sehr gut zu isolieren. Eine Fortsetzung der inneren Partien der Gastrocnemius-Sehne in Stränge, von denen der Flexor digitorum brevis entspringt, habe ich bei meinem Exemplar *Manis* nicht beobachtet. Diese Partien sollen nach Humphry dem Plantaris angehören.

Den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis (Flexor digitorum brevis, Humphry) beschreibt er ähnlich wie ich. Nur steht nach H. die innere Portion des Flexor digitorum brevis in Zusammenhang mit den äußeren Fasern (soll wohl inneren heißen!) der »Achillessehne«, welche den Plantaris repräsentieren.

Für den Flexor tibialis (erster Tibialis posticus, Humphry) beschreibt er nur die Insertion an der medialen Seite des Metatarsale I, während bei meinem Exemplar auch noch Insertionsfasern zu einem tibialen Randknochen vorhanden waren.

Der Flexor fibularis (Flexor digitorum, Humphry) und Tibialis posticus (zweiter Tibialis posticus, Humphry) zeigt dieselben Befunde wie bei meinem Exemplar.

Einen tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis beschreibt Humphry nicht. Vielleicht rechnete er diesen Muskel, der bei meinem Exemplar zum Teil eine direkte Fortsetzung des Quadratus plantae bildet, zu dem letzteren.

Lumbricales beschreibt er ebenfalls drei, mit etwas andrer Insertion.

3. Bradypus tridactylus.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris (?).

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. In Malleolenhöhe vereinigt er seine Sehne mit der des lateralen Gastrocnemius und inseriert mit diesem zusammen an der Hinterseite des Tuber calcanei. Es erfolgt dabei eine deutliche Überkreuzung der Fasern, wie Parsons (1894) sie beschreibt und wie sie auch in diesen Untersuchungen öfters bei andern Tieren erwähnt worden ist.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. Am unteren Drittel des Unterschenkels wird er sehnig und verbindet sich in Knöchelhöhe mit der Sehne des medialen Gastrocnemius. Beide inserieren gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

ist ein kräftiger Muskel, der medial mit dem Flexor fibularis verwachsen ist. Er entspringt vom Capitulum der Fibula und den oberen zwei Dritteln der lateralen Tibiakante. Seine Insertion erfolgt fleischig am Tuber calcanei, vor und lateral von der Ansatzstelle der Gastrocnemii.

δ) Der Plantaris

ist in seiner Identität zweifelhaft. Es handelt sich hier um einen Muskel, der die übliche Lage und den üblichen Ursprung des Plantaris, dabei aber eine ganz abweichende Insertion aufweist.

Der Muskel entspringt gemeinsam mit dem lateralen Gastrocnemius vom lateralen Epicondylus femoris. Seine Sehne entsteht in der Mitte des Unterschenkels, ist sehr kurz und vereinigt sich mit der Sehne des Flexor fibularis.

Ob es sich hier wirklich um einen Plantaris handelt, ist schwer zu sagen. Es ist immerhin möglich, daß eine sekundäre Verschmelzung von Flexor perforatus und Flexor perforans erfolgt ist.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt. Es waren wohl einige muskulöse Fasern zu beobachten, aber

eine Insertion derselben an irgend einem fixen Punkt war nicht festzustellen.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den Tibialis posticus und den Quadratus plantae.

α) Der Popliteus

entspringt mit einer Sehne, in die ein Sesambein eingelagert ist, vom lateralen Epicondylus femoris und inseriert am oberen Drittel der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

wird vom Tibialis posticus fast vollständig zugedeckt. Er entspringt vom mittleren Drittel der Hinterseite der Tibia, von der Membrana interossea und dem oberen Drittel der Fibula. Seine kurze Sehne vereinigt sich mit der Sehne des Flexor fibularis distal von der Vereinigungsstelle des Flexor fibularis mit dem Plantaris.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der Hinterseite der oberen zwei Drittel der Fibula. Er ist am Ursprunge mit dem Soleus verwachsen. Die in der Mitte des Unterschenkels entstehende Sehne nimmt erst die des Plantaris, dann die des Flexor tibialis auf und verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie sich in drei mächtige Sehnen teilt, deren jede sich noch mit je einer Sehne des Quadratus plantae vereinigt. Die so entstandenen dicken Sehnen inserieren an den Endphalangen der Zehen.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

entspringt vom Capitulum der Fibula, von der Fascie des Popliteus sowie von der medialen Tibiakante. Den Flexor tibialis deckt er dabei fast vollständig zu. Seine Sehne inseriert am Naviculare und Cuneiforme I.

ζ) Der Quadratus plantae

ist sehr kräftig. Er entspringt von der ganzen Plantarseite, sowie der lateralen und medialen Fläche des Tuber calcanei. Der Muskel geht in drei kräftige Sehnen über, deren jede sich mit je einer des

Flexor fibularis vereinigt. Die so entstandenen gemeinschaftlichen mächtigen Sehnen inserieren an den Endphalangen der drei Zehen.

η) Die Lumbricales

fehlen.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt einen Ast für den medialen Gastrocnemius ab. Darauf folgt ein zweiter Ast für Plantaris, Soleus, den lateralen Gastrocnemius und Tibialis posticus.

Ein dritter Ast versorgt den Flexor tibialis und Flexor fibularis.

In der Mitte des Unterschenkels erfolgt die Teilung in den N. plantaris medialis und N. plantaris lateralis.

Der Quadratus plantae wird vom N. plantaris lateralis versorgt.

Unter den über die Bradypodiden erschienenen Arbeiten fand ich als wichtigste die von Macalister (1869) und von Humphry (1869). Macalister bespricht *Bradypus tridactylus*, Humphry außer diesem auch noch *Bradypus didactylus*.

Ein Vergleich dieser verschiedenen Untersuchungen über dasselbe Tier, *Bradypus tridactylus*, ergibt folgendes:

Die beiden Gastrocnemii sind nach Macalister separiert, nach Humphry erfolgt eine Vereinigung in Knöchelhöhe. Ich habe ebenfalls eine Vereinigung in Knöchelhöhe vorgefunden. Diese kleine Differenz kann auf einer individuellen Varietät beruhen; es bleibt aber auch bei diesen und ähnlichen »Verwachsungen« immer eine offene Frage, wie weit man geneigt ist, z. B. durch Fascien zusammengehaltene Gebilde als Verwachsungen gelten zu lassen. Die Insertion der Gastrocnemii erfolgt am Calcaneus. Humphry macht dabei auf die bekannte Kreuzung der Sehnenfasern aufmerksam.

Der Soleus ist nach Macalister und Humphry vollständig isoliert. Auch Meckel (1828) gibt dasselbe an.

Über die Auffassung des Plantaris sind Humphry und Macalister verschiedener Meinung. Humphry beschreibt als Plantaris ein vom Femur entspringendes Muskelbündel, während Macalister denselben Muskel wie ich als Plantaris auffaßt. Macalister setzt hinzu, diese Fortsetzung des Plantaris in den »Flexor digitorum longus« sei für Edentaten charakteristisch, was in keiner Weise zutrifft.

Der Flexor tibialis vereinigt nach Macalister (der den Muskel Flexor digitorum longus nennt) seine Sehne mit der des Flexor fibularis (Flexor hallucis, Macalister) und der des Plantaris. Die gemeinsame Sehne versorgt alle drei Zehen.

Humphry dagegen spricht dieses aus drei Muskeln sich zusammensetzende Gebilde als einen einzigen Muskel an, den »Flexor digitorum« (einen Flexor hallucis erwähnt er nicht).

Macalisters Auffassung scheint mir wahrscheinlicher.

Der Tibialis posticus inseriert nach beiden Autoren am Entocuneiforme.

Den Flexor digitorum brevis erwähnt Macalister nicht. Bei meinem Exemplar ist er fehlend verzeichnet.

Humphry beschreibt ihn als schmalen Muskel, der vom Calcaneus entspringt und je eine Sehne für jede Zehe abgibt. Welchen Muskel Humphry damit meint, ist mir nach meinem Befunde nicht verständlich.

Der Quadratus plantae wird von Macalister als ein Doppelmuskel beschrieben, dessen eine Portion von der äußeren, dessen andre von der inneren Seite des Calcaneus entspringt. Die erste inseriert an der dritten, die zweite an den zwei medialen Sehnen des Flexor fibularis. Humphry beschreibt den Muskel, wie er bei meinem Exemplar sich vorfand.

Lumbricales fehlen nach beiden Autoren.

Bei *Bradypus didactylus* finden sich nach Humphry folgende Verhältnisse:

Die Sehnen der Gastrocnemii sind separiert.

Der Soleus gibt auch einige Fasern zum medialen Gastrocnemius ab, andre sind in den Quadratus plantae fortgesetzt.

Der Plantaris ist nicht isoliert vorhanden.

Der Flexor fibularis (Flexor digitorum, Humphry) versorgt die 2., 3. und 4. Zehe.

Der Tibialis posticus inseriert am Naviculare und an der Basis des Metatarsale. Eine Portion setzt sich in einen schmalen spindelförmigen Muskel mit feiner Sehne fort, der die Sohle durchzieht und sich mit der für die 4. Zehe bestimmten Sehne des Flexor digitorum brevis vereinigt. (Ob diese zweite Portion nicht dem Flexor tibialis zuzurechnen ist?)

Der Flexor digitorum brevis hat drei Portionen. Eine kommt vom Entocuneiforme und vereinigt sich mit den beiden folgenden.

Zwei kommen vom Calcaneus. Alle Sehnen endigen in den

Flexorscheiden. Die zur 4. Zehe verlaufende Portion erhält Verstärkung vom »Tibialis posticus«.

Der Quadratus plantae, in den sich der Soleus fortsetzt, entspringt vom Calcaneus. Seine breiteste Portion verbindet sich mit der Flexor fibularis-Sehne für die 4. Zehe, der Rest mit den zwei andern Sehnen.

Lumbricales sind drei vorhanden, die zu den tibialen Seiten der 2., 3. und 4. Zehe verlaufen und sich mit den Extensorensehnen verbinden.

Aus diesem kurzen Referate und der vorhergegangenen Beschreibung ist leicht zu ersehen, daß die Beugemuskeln des Fußes von *Bradypus tridactylus* und *didactylus* sehr starke sekundäre Umwandlungen erfahren haben, was bei der Lebensweise der Faultiere, die ihr ganzes Leben in den Zweigen der Bäume hängend verbringen, nicht wundernehmen kann. Jedenfalls stehen sie, wenigstens in bezug auf ihre hinteren Extremitäten, so weit abseits von der direkten Linie, daß sie für eine Ableitung phylogenetischer Gesichtspunkte gar nicht in Betracht kommen, so sehr sie auch individuell interessant erscheinen.

4. Myrmecophaga jubata. (Taf. II, Fig. 5 u. Taf. III, Fig. 6 u. 7).

Das Präparat, das mir zur Verfügung stand, war leider nur so weit erhalten, daß an der rechten Extremität der Fuß, an der linken der Unterschenkel für eine Untersuchung verwertbar war. Ich mußte mir also durch Kombination dieser beiden Teile ein Bild von dem Verhalten der Muskeln entwerfen. Auf Taf. II, Fig. 5 ist der rechte Fuß in umgekehrtem Bilde an den linken Unterschenkel gezeichnet.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächliche vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt von der Hinterseite des medialen Epicondylus femoris, vereinigt sich in der Mitte des Unterschenkels mit dem lateralen Gastrocnemius und inseriert mit diesem gemeinsam an der Hinter- und Unterseite des Tuber calcanei, wobei aber einige oberflächliche

Fasern unmittelbar in die Muskelfasern des Flexor digitorum brevis übergehen.

β) Der laterale Gastrocnemius

ist bis zur Mitte des Unterschenkels herab mit dem darunterliegenden Plantaris vereinigt. Er entspringt sehnig von der lateralen Seite des lateralen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem medialen Gastrocnemius und inseriert mit diesem gemeinsam an der Hinter- und Unterseite des Tuber calcanei. Dabei verlaufen die Sehnenfasern des medialen Gastrocnemius vorwiegend lateralwärts, die des lateralen vorwiegend medialwärts.

γ) Der Soleus

ist ein sehr kräftiger Muskel, der vom lateralen Gastrocnemius und Plantaris bedeckt wird. Er entspringt vom Capitulum der Fibula, ferner vom oberen Viertel der Tibia und verwächst innig mit dem darunterliegenden Flexor fibularis. Der Muskel bleibt bis nahe an das Tuber calcanei fleischig und inseriert an der Hinterseite desselben, vor der gemeinsamen Gastrocnemiussehne. In seinem ganzen Verlaufe bleibt der Soleus von den beiden Gastrocnemii getrennt.

δ) Der Plantaris

ist von seinem Ursprunge bis zur Mitte des Unterschenkels herab mit dem darüberliegenden lateralen Gastrocnemius innig verwachsen. Er entspringt mit diesem vom lateralen Epicondylus femoris, tritt mit seiner Sehne an die laterale Seite der vereinigten Gastrocnemius-Sehne und setzt sich in die derbe Unterschenkelfascie der lateralen Seite fort. Leider war gerade diese Partie an beiden Extremitäten lädiert, so daß ich die hier besprochene Insertion nicht als unbedingt authentisch hinstellen möchte. Es erscheint unwahrscheinlich, daß ein Muskel, der im allgemeinen an der medialen Seite der Gastrocnemius-Sehne vorbeizulaufen pflegt, hier eine Ausnahme machen sollte.

Daß aber dieser Muskel als ein selbständiger Muskel und nicht etwa als ein Teil des lateralen Gastrocnemius aufzufassen ist, dafür spricht der gesonderte Verlauf, sowie die Innervation. Der Muskel wird nämlich durch den für den Soleus bestimmten Nervenast vom lateralen Gastrocnemius getrennt und wird auch von jenem und nicht von dem Nervenast des lateralen Gastrocnemius innerviert.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.

Dieser Muskel entspringt vom Calcaneus, zum Teil aber bilden einige oberflächliche Muskelfasern eine direkte Fortsetzung der Sehnenfasern der Gastrocnemius-Sehne. Die ganze Muskelmasse teilt sich in vier einzelne Bündel, die in schmale Sehnen übergehen.

Das Muskelbündel für die 4. Zehe ist das stärkste, das für die 5. Zehe schließt eng an den Abductor (?) der 5. Zehe an. Jede Sehne wird in der Gegend der Metatarso-Phalangeal-Verbindungen breiter und geht in die Sehnenscheiden über, welche die Sehnen des Flexor fibularis über der 2., 3., 4. und 5. Zehe umhüllen. Die Sehnenscheiden sind nicht über der ganzen Volarseite der Zehe ausgebildet, sondern haben an dem distalen Ende eine ovale Öffnung, die durch lockeres Bindegewebe bedeckt wird. (Tafel III, Fig. 6.) Wenn man eine dieser Sehnenscheiden längs spaltet (3. und 4. Zehe derselben Figur) dann ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei *Orycteropus aethiopicus* (Tafel II, Fig. 4).

Die Sehnenscheide zeigt innen nicht die einfache glatte Struktur wie außen. Denn die Sehne des Flexor digitorum brevis endet nicht diffus im Gewebe der Sehnenscheide, wie es bei der Ansicht von außen den Anschein hat und wie es zum Beispiel bei den Monotremen der Fall ist. Vielmehr behält die Sehne innerhalb des Gewebes der Sehnenscheide ihre isolierte Bahn bei, teilt sich in zwei Teilsehnen, die erst divergieren, dann zu beiden Seiten der entsprechenden Sehne des Flexor fibularis verlaufen und endlich hinter, d. h. an die Dorsalseite der Sehne des Flexor fibularis treten, wo sie sich wieder vereinigen, um an der Mittelphalanx zu inserieren. Während dieses ganzen Verlaufs, besonders aber im Beginne der Teilung ist die Sehne des Flexor digitorum brevis mit der Innenwand der Sehnenscheide mehr oder weniger innig verwachsen. Das Verhalten des Flexor digitorum brevis und des Flexor fibularis stellt also eine der Perforation bei den höheren Säugetieren ähnliche Bildung dar, mit dem Unterschiede, daß dort die Sehne des Flexor digitorum brevis sich von der umgebenden Sehnenscheide vollständig befreit hat.

Innerviert werden die beiden medialen Bündel des Muskels vom N. plantaris medialis, die beiden lateralen vom N. plantaris lateralis.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird ver-

treten durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt mit kräftiger Sehne, in die ein Sesamknorpel eingelagert ist, von der lateralen Seite des lateralen Epicondylus femoris. Seine Fasern divergieren medialwärts und inserieren am oberen Drittel der medialen Tibiakante. Dabei bleibt ein kleines Dreieck unterhalb der Gelenkspalte frei.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der medialen Hinterseite der Tibia, von dem mittleren Drittel derselben ab abwärts. Seine obersten, d. h. proximalsten Partien werden ebenso wie die des Soleus vom Popliteus bedeckt. Der Flexor tibialis wird etwas oberhalb des Malleolus sehnig und zieht dann hinter demselben zur Planta, wo er in die Plantarfascie ausläuft. In der Gegend des Cuneiforme I und der Basis des Metatarsale I enthält die Plantarfascie einen flachen Sesamknorpel.

γ) Der Flexor fibularis

wird bis nahe an den Calcaneus abwärts vom Soleus bedeckt, mit dem er an seinem oberen Drittel verwachsen ist. Er entspringt von dem mittleren Drittel der Fibula und von der Membrana interossea. Seine mediale Längshälfte wird dabei von dem lateralen Teil des Tibialis posticus bedeckt. Die Sehne verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wobei sie eine kurze Strecke lang eine Spaltung in zwei Sehnen aufweist, wie sie an dieser Stelle bei einem holländischen Igel erwähnt wurde. Aus der Sehne gehen in der Planta fünf Einzelsehnen hervor, welche zu den Endphalangen der fünf Zehen verlaufen, nachdem sie die Sehnen des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis durchbohrt haben. Die für den Hallux bestimmte Sehne verwächst mit einer von dem medialen Teil des Quadratus plantae gebildeten Sehne.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

liegt lateral vom Flexor tibialis. Er entspringt von der Hinterseite der Tibia. Die Sehne verläuft hinter dem medialen Malleolus abwärts und inseriert in der Planta an der Basis des Metatarsale I, wo sie von der Endausbreitung des Flexor tibialis bedeckt wird.

Die topographische Lage der drei Sehnen hinter dem medialen Malleolus ist die allgemein übliche: Tibio-fibularwärts finden wir erst die Sehne des Tibialis posticus, dann die des Flexor tibialis, endlich die des Flexor fibularis.

ζ) Der Quadratus plantae (siehe Tafel III, Fig. 6)

ist ein kurzer breiter Muskel, der vollständig vom oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis bedeckt wird. Der Muskel entspringt von der distalen Hälfte der Unterseite des langgestreckten Calcaneus und verläuft schräg medial- und distalwärts. Der mediale Teil endet in einer kurzen gedrungenen Sehne, die mit der darunterliegenden Hallux-Sehne des Flexor fibularis verschmilzt und mit dieser gemeinsam an der Endphalanx der ersten Zehe inseriert. Die übrige Muskelmasse inseriert an der Plantarseite der zweiten und dritten Sehne des Flexor fibularis, wobei sich aber die Muskelfasern zum Teil unmittelbar in die Lumbricales fortsetzen.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Der erste entspringt von der Plantarseite der von dem Quadratus plantae und dem Flexor fibularis gebildeten Hallux-Sehne, der zweite von derselben Sehne sowie mit einigen Fasern von der zweiten Sehne des Flexor fibularis. Der dritte Lumbricalis entspringt zum Teil von der Plantarseite der dritten und vierten Sehne, zum Teil scheint er eine direkte Fortsetzung des Quadratus plantae, der vierte entspringt von der Plantarseite der vierten und fünften Sehne. Die Insertion aller vier Lumbricales erfolgt an den tibialen Seiten der Sehnenscheiden der 2., 3., 4. und 5. Zehe. Die medialen drei Lumbricales werden vom N. plantaris medialis, der laterale vom N. plantaris lateralis versorgt.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt bald nach seiner Trennung vom N. peroneus einen starken Muskelast zum medialen Gastrocnemius ab. Dann verläuft er im medialen Teil der Fossa poplitea abwärts und gibt in der Höhe der Gelenkspalte zwei starke Muskeläste ab, von denen der eine lateral-, der andre medialwärts verläuft.

Der erstere dieser beiden tritt zwischen den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris und gibt hier einen Muskelast zum lateralen Gastrocnemius ab. Der Rest des Nerven verläuft abwärts, gibt einen Muskelast für den Plantaris ab, schlingt sich um

diesen und verläuft dann wieder medial- und abwärts zum Soleus, der von diesem Endast innerviert wird. Der mediale stärkere Ast verläuft über den Popliteus abwärts, wo eine Aufteilung in mehrere Zweige erfolgt.

Einer davon versorgt mit mehreren Ästchen den Popliteus, in den er von unten her eintritt.

Ein zweiter geht zum Flexor fibularis mit drei Zweigen, die in verschiedener Höhe in ihn eintreten.

Ein dritter teilt sich am unteren Rande des Popliteus in zwei Ästchen, von denen eines den Tibialis posticus, ein zweites den Flexor tibialis versorgt.

Etwas oberhalb des Calcaneus teilt sich dann der N. tibialis in den N. plantaris lateralis und den N. plantaris medialis. Der N. plantaris medialis, der ebenso wie der N. plantaris lateralis von der Plantarfascie und vom Flexor digitorum brevis bedeckt wird, gibt gleich nach seinem Eintritt in die Planta einen Ast ab, der die zur 1. und 2. Zehe verlaufende Portion und bald einen zweiten, der die zur 3. und 4. Zehe verlaufende Portion desselben Muskels versorgt.

Sodann erfolgt eine Aufteilung in zwei Äste, die als Hautnerven endigen, nachdem sie vorher je einen Ast zum Großzehenmuskel und zu den drei medialen Lumbricales abgegeben haben.

Der N. plantaris lateralis gibt sofort nach seinem Eintritt in die Planta einen sehr starken Ast ab, der schräg medialwärts verläuft und den Quadratus plantae versorgt.

Bald darauf gehen lateralwärts zwei Äste ab, von denen der eine den Kleinzehenmuskel, der andre die für die 5. Zehe bestimmte Portion des oberflächlichen Kopfes des Digitorum brevis versorgt.

Der Rest des Nerven setzt sich teils als Nerv für die tiefen Muskeln, teils als Hautnerv fort.

Die über *Myrmecophaga jub.* und andre Myrmecophagidae erschienene Literatur ist recht umfangreich. Von den mir zugänglichen Arbeiten, Meckel (1819), Rapp (1852), Owen (1854), Pouchet (1867), Galton (1869), Humphry (1870), Macalister (1875), Windle und Parsons (1899), bespreche ich an dieser Stelle die wichtigsten.

Interessant ist auch hier ein Vergleich der Befunde, die verschiedene Autoren über dasselbe Tier gewonnen haben. So hat *Cyclothurus didactylus* allein drei mir bekannte Bearbeitungen erfahren, Meckel (1819), Galton (1869) und Humphry (1870).

Den medialen und lateralen Gastrocnemius beschreibt Meckel als Wadenmuskel mit innerem und äußerem Bauch, die mittels einer langen Sehne am Tuber calcanei inserieren.

Der Soleus entspringt von der Fibula und inseriert mit selbständiger Sehne auch am Calcaneus.

Fast ebenso werden die drei Muskeln von Galton und Humphry beschrieben.

Der Plantaris (schlanker Sohlenmuskel) kommt nach Meckel vom Femur und inseriert am »großen Fußwurzelknochen«. Meckel beschreibt als solchen einen, am inneren Fußrande befindlichen langen prismatischen Knochen, der mit dem Kahn- und ersten Keilbein articuliert und »sich auf Kosten der großen Zehe, die hier verhältnismäßig klein ist, entwickelt hat«. Dieser Knochen entspricht wohl demjenigen, der in dieser Arbeit, möglichst indifferent, mit andern Autoren als »tibialer Randknochen« bezeichnet wird.

Humphry beschreibt den Muskel ebenso wie Meckel. Galton hat außerdem Insertionsfasern am Calcaneus beobachtet.

Vom Flexor digitorum brevis sagt Humphry, er verhalte sich wie gewöhnlich. Meckel und Galton erwähnen diesen Muskel nicht.

Der Popliteus entspringt nach Meckel vom Oberschenkel, nach Galton von einem Sesambein, das hinter dem Ligamentum genu collaterale fibulare liegen soll. Meckel fand ein Sesambein in die Sehne des Popliteus eingelagert. Es handelt sich hier wohl nur um eine Verschiedenheit des Ausdrucks und nicht um verschiedene Befunde. Eine Differenz aber besteht zwischen Meckel und Galton in bezug auf zwei weitere Muskeln, die nach den angegebenen Insertionen als Flexor tibialis und Tibialis posticus aufzufassen wären. Einer dieser Muskeln inseriert nach Meckel am tibialen Randknochen (wohl der Flexor tibialis), ein zweiter am ersten Keilbein (wohl Tibialis posticus).

Galton beschreibt zwei am tibialen Randknochen inserierende Muskeln.

Den einen, an der fibularen und unteren Seite des Randknochens inserierenden nennt er Tibialis posticus, einen zweiten vor dem Tibialis posticus am Randknochen inserierenden »Flexor hallucis«. Da die Sehne des letzteren Muskels nach Galton am medialen Malleolus hinter der des ersteren liegt, so dürfte es sich in diesem letzteren Falle also wohl sicher um einen Flexor tibialis handeln, während der erstere den Tibialis posticus repräsentiert. Demnach

wird die Insertion des Tibialis posticus von Galton anders angegeben als von Meckel.

Humphry gibt für diese beiden Muskeln dieselben Insertionen wie Meckel an.

Der Flexor fibularis (gemeinschaftlicher Beuger) inseriert nach allen drei Autoren an den Endphalangen.

Der Quadratus plantae ist nach Galton und Humphry gut entwickelt. Ebenso geben beide Autoren drei Lumbricales an, die zu den tibialen Seiten der drei äußeren Zehen verlaufen.

Auffallend ist, daß weder von einem Flexor digitorum brevis, noch einem Plantaris, der perforiert würde, ausdrücklich die Rede ist.

Die Rappsche Arbeit (1852) behandelt in dem Kapitel »Muskeln« die Muskulatur der vorderen und hinteren Extremität von *Myrmecophaga tamandua.*

Gastrocnemii und Soleus vereinigen sich dort und inserieren mit gemeinsamer Sehne an der Tuberositas calcanei. (Bei *Myrmecophaga jubata* ist der Soleus isoliert.)

Ein Plantaris fehlt. (Bei *Myrmecoph. jub.* Insertion fraglich.)

Als kurzer gemeinschaftlicher Beuger wird ein Muskel beschrieben, der in drei Sehnen für die 2., 3. und 4. Zehe übergeht. Diese Sehnen werden von den Sehnen des langen gemeinschaftlichen Beugers durchbohrt.

Flexor tibialis und Tibialis posticus werden nicht näher beschrieben.

Der Flexor fibularis inseriert mit fünf Sehnen an den Endphalangen.

Der Quadratus plantae verbindet sich mit der Sehne des letzteren Muskels.

Lumbricales sind nicht näher beschrieben.

Parsons und Windle (1899) erwähnen über Myrmecophagidae etwa Folgendes:

Der Plantaris inseriert bei *Myrmecophaga jubata* in der Plantarfascie, bei *Cyclothurus* am Randknochen.

Der Flexor digitorum brevis entspringt bei den Myrmecophagidae vom Calcaneus. Er hat keine Beziehung zum Plantaris, wenn dieser überhaupt vorhanden ist.

Flexor tibialis und fibularis sind untrennbar, dagegen werden zwei Tibiales postici beschrieben, von denen einer am Naviculare und Entocuneiforme, der zweite am tibialen Randknochen inseriert.

Es ist ohne weiteres klar, daß der erste dieser beiden Tibiales postici dem eigentlichen Tibialis posticus entspricht.

Der am Randknochen inserierende Muskel ist meiner Auffassung nach ein Flexor tibialis.

5. Dasypus sexcinctus. (Taf. III, Fig. 8).

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt sehnig von einem Knochenfortsatz oberhalb des medialen Condylus femoris. Der kräftige Muskel geht in eine breite Sehne über, die sich dicht oberhalb des Tuber calcanei mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius vereinigt. Einige Fasern strahlen auch in die Plantarfascie (nicht in die Plantarissehne!) aus.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt muskulös oberhalb des lateralen Condylus vom Femur. In der Mitte des Unterschenkels wird er sehnig.

Während nun der Hauptteil des Muskels an der lateralen Seite des Tuber calcanei inseriert, verlaufen einige Fasern medialwärts unter die Sehne des medialen Gastrocnemius. Mit dieser vereinigen sie sich und setzen sich dann mit einigen Fasern des medialen Gastrocnemius in die Plantarfascie fort, welche die Plantarissehne bedeckt.

γ) Der Soleus

entspringt von der lateralen Fläche des Capitulum fibulae, von der Fascie der Streckseite und ist zum Teil mit dem Flexor fibularis verwachsen. Er ist ein recht kräftiger Muskel, der proximal schmal beginnt, distalwärts aber dicker und breiter wird. Er deckt die lateralen Partien des Flexor fibularis vollständig zu und inseriert muskulös am ventralen Abschnitt der gemeinsamen Gastrocnemiussehne, mit der er die sehr kurze Achillessehne bildet, und am Tuber calcanei, ventral vom Ansatz der Gastrocnemii.

δ) Der Plantaris

liegt zwischen den beiden Gastrocnemii. Alle drei Muskeln haben merkwürdig abgeplattete Bäuche, deren breite Flächen sagittal liegen,

d. h. die beiden Gastrocnemii schließen mit ihren nach der Medianebene zu gelegenen breiten Muskelflächen den Plantaris ein. Dieser entspringt muskulös vom lateralen Epicondylus femoris, wo er vom lateralen Gastrocnemius bedeckt wird. Auf dem Unterschenkel ragt eine Kante des Plantaris zwischen den beiden Gastrocnemii hervor. Am unteren Drittel des Unterschenkels wird der Muskel sehnig. Die Sehne verläuft dann in einer Rinne des Tuber calcanei, die von der gemeinsamen Gastrocnemiussehne bedeckt wird. Von dort aus tritt die Sehne in die Planta, wird hier breiter und teilt sich in Gegend der Tarso-Metatarsalgelenke in vier Sehnen für die medialen vier Zehen.

Jede Sehne wird im Gebiet des Metatarso-Phalangealgelenkes breiter und geht in die Sehnenscheide der betreffenden Zehe über. Beim Aufschneiden der Sehnenscheiden zeigen sich im Innern etwa dieselben Verhältnisse wie bei *Orycteropus aethiopicus* und *Myrmecophaga jubata*, nur mit dem Unterschiede, daß bei *Orycteropus* und *Dasypus* die perforierten Sehnen vom Plantaris, bei *Myrmecophaga jubata* aber von dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis abgegeben werden.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, Tibialis posticus und sieben Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt mit kurzer Sehne von der lateralen Seite des lateralen Condylus femoris. Die Muskelfasern divergieren medialwärts und inserieren an der hinteren Tibiafläche, das obere und die unteren zwei Drittel freilassend. An der unteren Grenze des Popliteus entlang entspringen die übrigen Muskeln.

β) Der Flexor tibialis

ist ein schwacher Muskel. Er entspringt von der Hinterseite der unteren Hälfte der Tibia. Mit seiner feinen Sehne verläuft er in einer Rinne hinter dem medialen Malleolus, wo er vor die Sehne des Tibialis posticus zu liegen kommt.

In der Planta inseriert die Sehne zum Teil in der Plantarfascie des medialen Fußrandes, zum Teil heftet sie sich an einen flachen,

plättchenförmigen Sesamknorpel, der sich im Gebiet des Tarso-Metatarsalgelenkes des medialen Fußrandes befindet und durch Fasciencüge an diesen angeheftet wird. Von diesem Knorpel geht ein sehniger Strang nach der Grundphalanx des Hallux weiter.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der ganzen Hinterfläche der Fibula und mit einigen Fasern von der Membrana interossea. Mit dem von der Tibia kommenden Tibialis posticus ist er innig verwachsen.

Der Flexor fibularis wird erst in der Gegend des Calcaneus, knapp bevor er die Planta betritt, sehnig. Am medialen Malleolus liegt die Sehne hinter der des Tibialis posticus.

In der Planta hat die Sehne ein großes Sesambein eingelagert, an dessen distaler Circumferenz sich die Sehne dann in fünf Einzelsehnen aufteilt, welche in die Sehnenscheiden eintreten und innerhalb derselben an den Endphalangen der fünf Zehen inserieren.

An der zweiten Zehe der rechten Extremität (Taf. III, Fig. 8 stellt die linke dar) bemerkte ich ein eigentümliches Verhalten der Flexor-fibularis-Sehne. Die oberflächlichen Sehnenfasern gruppieren sich zu zwei nebeneinanderliegenden Strängen, die dann divergieren und so für die tiefen Fasern, die nun an die Oberfläche treten, eine Art Schlitz bilden. Im Gebiete der Endphalanx verlieren sich diese Stränge im Gewebe der Sehnenscheide. Die »durchgetretenen« tiefen Fasern aber verlaufen weiter und inserieren weiter distal an der Endphalanx.

Dieses eigentümliche Verhalten, das eine Art zweiter Perforation darstellt, fand sich an den andern Zehen nur angedeutet vor. Auch hier weichen die oberflächlichen Fasern auseinander, um den tiefen Platz zu machen, aber sie bilden nicht, wie an der zweiten Zehe zwei Stränge, sondern inserieren einzeln nacheinander an der Sehnenscheide.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

ist mit dem Flexor fibularis innig verwachsen und entspringt von der unteren Hälfte der hinteren Tibiafläche. Er ist ein schwacher Muskel, der mit seiner feinen Sehne in einer Rinne hinter dem medialen Malleolus verläuft, wo er hinter der Sehne des Flexor tibialis liegt. In der Planta inseriert er am Naviculare.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer sieben vorhanden. Sie entspringen von dem großen Sesambein aus den Winkeln, welche von den Sehnen des Flexor fibularis gebildet werden. Zwischen 3. und 4. Sehne kommt einer hervor, aus den übrigen Winkeln entspringen je zwei Lumbricales.

Von den zwei zwischen 1. und 2. Sehne des Flexor fibularis befindlichen Lumbricales geht einer zur fibularen Seite des Hallux, der zweite zur tibialen Seite der 2. Zehe.

Ebenso verläuft von den zwei zwischen 2. und 3. Sehne entspringenden einer zur fibularen Seite der 2., der andre zur tibialen Seite der 3. Zehe.

Der von der 3. und 4. Sehne entspringende geht zur tibialen Seite der 4. Zehe, während von den zwei zwischen 4. und 5. Sehne entspringenden einer wieder zur fibularen Seite der 4., der andre zur tibialen Seite der 5. Zehe geht.

Die Insertion erfolgt jeweils an der Sehnenscheide, zur Seite der Sehne des Flexor fibularis im Bereich der Endphalanx.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt einen Ast für den medialen Gastrocnemius ab.

Dicht darunter geht ein starker Ast lateralwärts, der sich sofort aufteilt und an den lateralen Gastrocnemius, Soleus und Plantaris verzweigt.

Unterhalb der Kniegelenkspalte geht ein dritter Ast ab, der den Popliteus und den proximalen Abschnitt des Flexor fibularis versorgt.

Ein vierter Ast innerviert die unteren Partien des Flexor fibularis und den Tibialis posticus. Die Innervation des Flexor tibialis habe ich leider verfehlt.

Oberhalb des Calcaneus erfolgt die Teilung in den N. plantaris medialis und N. plantaris lateralis.

Über *Dasypus sexcinctus* besteht eine myologische Arbeit von Galton (1870), die fast dieselben Befunde verzeichnet, zum Teil nur unter andrer Benennung der Muskeln.

Die Vereinigung der Gastrocnemii erfolgt nach Galton am unteren Drittel des Unterschenkels, bei meinem Exemplar etwas tiefer. Soleus und Plantaris zeigen hier wie dort dasselbe Verhalten.

Bei dem Popliteus hat GALTON auch Ursprungsfasern von der Kapsel des Kniegelenks wahrgenommen.

Den in den vorliegenden Untersuchungen als Flexor tibialis beschriebenen Muskel erwähnt GALTON, unter Vorbehalt, als einen Tibialis posticus secundus vel internus. Er inseriert an der Hinterseite eines Knöchelchens, das vor dem Scaphoid längs der freien Kante des Entocuneiforme liegt. Von dem vorderen Ende dieses Knöchelchens verläuft ein starkes Ligament zur Basis der Grundphalanx des Hallux. Nach dieser Beschreibung kann kein Zweifel bestehen, daß G. damit den von mir als Flexor tibialis beschriebenen Muskel meint, daß die beiden Befunde sich decken und nur die Nomenklatur eine verschiedene ist. Den Flexor fibularis beschreibt GALTON als Flexor digitorum.

Der eigentliche Tibialis posticus hat nach GALTON zwei Köpfe. Der innere entspringt von der Tibia, der äußere von der Fibula. In meinem Fall war der Tibialis posticus innig mit dem Flexor fibularis verwachsen. Ein Vorhandensein von zwei Köpfen habe ich nicht beobachtet. Einen Quadratus plantae erwähnt GALTON nicht. Er dürfte in seinem Fall also auch gefehlt haben.

Lumbricales beschreibt GALTON ebenfalls sieben mit gleicher Insertion wie unter »Lumbricales« ausgeführt worden ist.

6. Tolypeutes tricinctus.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. Seine Sehne verbindet sich dicht oberhalb des Calcaneus mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius, mit der sie gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert, wo medial auch der Plantaris ansetzt.

β) Der laterale Gastrocnemius

ist am Ursprunge eng mit dem Plantaris verwachsen. Er entspringt mit diesem gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels etwa trennt sich der laterale Gastrocnemius vom Plantaris, bildet eine breite, flache Sehne und verbindet sich

etwas oberhalb des Calcaneus mit der Sehne des medialen Gastrocnemius, mit der er gemeinsam an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert.

γ) Der Soleus

ist verhältnismäßig stark. Er entspringt vom Capitulum der Fibula und von der Fascie der Streckseite und ist zum Teil mit dem Flexor fibularis verwachsen. Der Muskel inseriert am unteren ventralen Abschnitt der gemeinsamen Gastrocnemius-Sehne.

δ) Der Plantaris

ist eng mit dem lateralen Gastrocnemius verwachsen, von dem er sich erst in der Mitte des Unterschenkels trennt. Er entspringt mit jenem Muskel vom lateralen Epicondylus femoris. Etwas unterhalb der Mitte des Unterschenkels bildet er eine schlanke drehrunde Sehne, die von der Sehne des medialen Gastrocnemius bedeckt wird, im weiteren Verlaufe aber an deren medialer Seite an die Oberfläche tritt und medial von ihr am Calcaneus inseriert.

Die Sehnenfasern des medialen, des lateralen Gastrocnemius und des Plantaris vereinigen sich hier, wobei sie in ein- und derselben Ebene nebeneinander verlaufen. Es wird also nicht, wie bei andern Tieren so häufig beschrieben worden ist, die gemeinsame Gastrocnemiussehne vom Plantaris zugedeckt. Die beiden Gastrocnemii nehmen am Calcaneus Anheftung, wo ihre Sehnenfasern zum größten Teil auch endigen. Ein Teil der Fasern aber setzt sich mit dem Plantaris in die Planta fort und geht mit diesem zum Teil in die Plantarfascie, zum andern Teil in eine breite Sehnenplatte über. Die letztere teilt sich in vier Sehnen auf, welche zu den medialen vier Zehen verlaufen, wo sie wie bei *Dasypus* an den Sehnenscheiden derselben inserieren.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die tiefe Muskelgruppe wird dargestellt durch den Flexor fibularis, Tibialis posticus und sechs Lumbricales.

α) Der Popliteus

fehlt.

β) Der Flexor tibialis

fehlt.

γ) Der Flexor fibularis

wird vom Soleus, mit dem er zum Teil verwachsen ist, bedeckt. Er entspringt von der oberen Hälfte der Fibula, sowie mit einigen Fasern von der Tibia und Membrana interossea. Seine Sehne, die sich ebenso wie bei *Dasypus* verhält, verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie ein starkes Sesambein eingelagert hat. Distal vom Sesambein erfolgt eine Aufteilung in fünf Einzelsehnen, welche an den Endphalangen der fünf Zehen inserieren. Die dritte und vierte Zehe sind verwachsen, bekommen aber trotzdem je eine Sehne. Die zur fünften Zehe verlaufende Sehne ist sehr dünn.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

entspringt von der oberen Hälfte der Tibia, außerdem mit einigen Fasern von der Membrana interossea. Er inseriert an der Plantarfläche des Naviculare.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind sechs Lumbricales vorhanden. Je zwei entspringen aus den Winkeln zwischen je zwei Sehnen des Flexor fibularis. Dabei bleibt jedoch der Winkel zwischen vierter und fünfter Sehne frei.

Die zwischen erster und zweiter Sehne entspringenden inserieren an den einander zugekehrten Seiten der ersten und zweiten, die aus den beiden nächsten Winkeln entspringenden ebenso an Zehe II und III, bezw. III und IV. Die fünfte Zehe bekommt demnach keinen Lumbricalis.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt noch oberhalb des Gelenkes einen Ast für den medialen Gastrocnemius ab.

Darauf folgen zwei Äste, die sich an den lateralen Gastrocnemius, den Plantaris und Soleus verteilen.

Ein vierter Ast tritt zwischen Flexor fibularis und Tibialis posticus ein und versorgt diese beiden Muskeln. Ein besonders starker Zweig dieses Astes verläuft bis zum unteren Viertel des Unterschenkels und versorgt die untersten Partien des Flexor fibularis. Am unteren Drittel des Unterschenkels teilt sich der N. tibialis in den N. plantaris lateralis und N. plantaris medialis.

Über *Tolypeutes conurus* bringt Murie (1874) eine Arbeit, die ich zum Vergleiche kurz referiere.

Gastrocnemius und Soleus verhalten sich nach Murie ähnlich wie bei meinem Exemplar *Tolypeutes tricinctus*.

Der Plantaris inseriert nach Murie am Calcaneus, ohne sich in die Plantarfascie fortzusetzen. Diese scheint nach Murie vielmehr ein selbständiges Gebilde zu sein, das vom Calcaneus und dem inneren Malleolus entspringt, die Planta vollständig bedeckt und sich in Sehnen aufteilt, von welchen die zur zweiten und dritten Zehe verlaufenden perforiert werden. Bei meinem Exemplar *Tolypeutes tricinctus* setzte sich der Plantaris in die perforierten Sehnen fort. Der Popliteus, der bei *Tolypeutes tricinctus* fehlt, ist bei *Tolypeutes conurus* sehr kräftig entwickelt.

Der Ursprung des Flexor tibialis (zweiter Tibialis posticus, Murie) erfolgt gesondert von dem des Tibialis posticus. Die Insertion erfolgt am proximalen Ende des Hallux.

Den Flexor fibularis beschreibt Murie als einen Flexor hallucis und Flexor digitorum communis, die untrennbar verwachsen seien. Das Verhalten ist wie bei *Tolypeutes tricinctus*.

Der Tibialis posticus inseriert ähnlich wie bei *Tolypeutes tricinctus*.

Den Quadratus plantae erwähnt Murie nicht. Er scheint also wie bei *Tolypeutes tricinctus* zu fehlen.

Lumbricales beschreibt Murie drei. Bei *Tolypeutes tricinctus* fanden sich sechs.

Nach alledem verhält sich *Tolypeutes conurus* wesentlich anders als *Tolypeutes tricinctus*. Vor allem fällt bei *Tolypeutes tricinctus* das Fehlen mehrerer Muskeln, so besonders des Flexor tibialis, auf, der sich bei *Tolypeutes conurus* findet.

7. Chlamydophorus truncatus.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris repräsentiert.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt dicht oberhalb des medialen Condylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels wird er sehnig und inseriert an der medi-

alen Hinterseite des Calcaneus, ohne mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius in irgend eine Verbindung zu treten.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt dicht oberhalb des lateralen Condylus femoris. Er verwächst mit dem darunter liegenden Soleus und inseriert mit diesem gemeinsam an der lateralen Hinterseite des Calcaneus. Eine Verbindung der Sehnen mit der des medialen Gastrocnemius besteht nicht.

γ) Der Soleus

entspringt vom proximalen Drittel der Fibula. Er liegt unter dem lateralen Gastrocnemius, mit dem er sich vereinigt, um mit ihm an der lateralen Hinterseite des Calcaneus zu inserieren.

δ) Der Plantaris

ist ein verhältnismäßig starker Muskel, der oberhalb des lateralen Condylus femoris entspringt. Er verläuft zwischen den beiden Gastrocnemii, wird in der Mitte des Unterschenkels sehnig, tritt mit seiner Endsehne unter die Sehne des medialen Gastrocnemius und verläuft dann medial von dieser in einer Rinne des Calcaneus in die Planta. Diese Rinne befindet sich nicht, wie bei *Dasypus sexcinctus* an der Hinterseite des Tuber calcanei, sondern an dessen medialer Seite. In der Planta teilt sich die Sehne des Plantaris in fünf Sehnen für die einzelnen Zehen auf. An der medialen Seite der Sehne für die 1. Zehe entspringt bei meinem Exemplar ein kleiner Muskel, der wie ein Lumbricalis aussieht, aber kaum einem solchen entsprechen dürfte. Er inseriert an der medialen Seite der Nagelphalanx. Die Insertion der Sehnen des Plantaris erfolgt wie bei *Dasypus sexcinctus* und andern Edentaten. Die für die 1. Zehe bestimmte Sehne zeigt jedoch keine Perforation, sondern geht in die Sehnenscheide für die Sehne des Flexor fibularis über.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum

fehlt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den Tibialis posticus und fünf Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Condylus femoris. Seine Fasern divergieren medialwärts und inserieren an der medialen Tibiakante.

β) Der Flexor tibialis

wird zum größten Teil vom Tibialis posticus bedeckt. Er entspringt gemeinsam mit dem Flexor fibularis und dem Tibialis posticus von der Fibula und Membrana interossea, mit einigen Fasern auch unterhalb des distalen Randes des Popliteus von der Hinterseite der Tibia. Seine Sehne tritt am unteren Drittel des Unterschenkels unter die des Tibialis posticus und kommt am medialen Malleolus vor dieselbe zu liegen. Die Lage der Sehnen ist also eine andre als gewöhnlich. Tibio-fibularwärts finden wir erst die Sehne des Flexor tibialis, dann die des Tibialis posticus und endlich die des Flexor fibularis. In der Planta inseriert die Sehne des Flexor tibialis an einem starken langgestreckten Knorpel, der durch die Plantarfascie an den medialen Fußrand festgeheftet wird.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt vom proximalen Drittel der Fibula (medial vom Soleus), ferner von der Membrana interossea, sowie mit einigen Fasern von der Tibia. Er läßt sich an seinem Ursprunge vom Flexor tibialis und Tibialis posticus nicht deutlich isolieren. Seine starke Sehne verläuft in einer Rinne hinter dem medialen Malleolus und betritt dann die Planta, wo sie wie bei *Dasypus sexcinctus* ein Sesambein eingelagert hat. Die Sehne teilt sich sodann in fünf Einzelsehnen, welche die Sehnen des Plantaris perforieren und an den Endphalangen inserieren.

Bei *Chlamydophorus* hat also auch die erste Zehe sowohl eine vom Plantaris kommende wie eine vom Flexor fibularis kommende Sehne. Eine Perforation aber kommt an dieser 1. Zehe nicht zustande; vielmehr geht die Plantarissehne der 1. Zehe in die Sehnenscheide des Hallux über, mit deren Fasern sie sich innig verwebt.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt.

ε) Der Tibialis posticus

ist ein neben dem Flexor fibularis liegender, den Flexor tibialis größtenteils deckender Muskel, der mit dem Flexor fibularis und Flexor tibialis am Ursprunge verwachsen ist.

Der Muskel wird am unteren Drittel des Unterschenkels sehnig, verläuft am medialen Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis und inseriert in der Planta am Naviculare.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Aus den Winkeln, welche von den Sehnen des Flexor fibularis gebildet werden, entspringen fünf Lumbricales. Zwei derselben entspringen aus dem Winkel zwischen erster und zweiter Sehne. Aus den übrigen drei Winkeln entspringt je einer.

Die ersten zwei Lumbricales inserieren an den einander zugekehrten Seiten der Sehnenscheiden der 1. und 2. Zehe, der dritte an der fibularen Seite der 2. Zehe, der vierte an der tibialen Seite der 4., der fünfte an der tibialen Seite der 5. Zehe. Für die 3. Zehe habe ich also keinen Lumbricalis vorgefunden.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt in der Mitte des Unterschenkels vier Nervenäste ab.

Der erste Ast verläuft medialwärts, versorgt den medialen Gastrocnemius, gibt aber außerdem einen Zweig ab, dessen weitere Präparation mir nicht gelungen ist.

Ein zweiter Ast versorgt die lateralen oberflächlichen Muskeln des Unterschenkels, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den Plantaris.

Ein dritter Ast versorgt den Popliteus, Flexor tibialis und Tibialis posticus.

Ein vierter gibt einen Zweig zum Flexor tibialis und Tibialis posticus ab und versorgt außerdem den Flexor fibularis.

Der Hauptstamm verläuft dann zwischen den oberflächlichen und tiefen Muskeln abwärts und teilt sich in der Mitte des Unterschenkels in zwei Äste.

Der stärkere, dem N. plantaris medialis entsprechende, verläuft mit dem Flexor fibularis, der N. plantaris lateralis mit dem Plantaris in die Sohle.

Die Lumbricales werden von Ästen des N. plantaris medialis versorgt.

Über *Chlamydophorus truncatus* sind mir myologische Arbeiten von Hyrtl (1854, 1855), Macalister (1895) und Burne (1901) bekannt geworden.

Die wichtigste davon ist die Macalisters.

Den medialen, lateralen Gastrocnemius und Soleus beschreibt Macalister ebenso wie in der vorliegenden Untersuchung.

Der Plantaris ist ein feiner Muskel, dessen Sehne sich mit der vom lateralen Gastrocnemius und Soleus gebildeten Sehne vereinigt. Eine schmale Muskelportion fand Macalister an den Calcaneus festgeheftet. Ich habe die Vereinigung des Plantaris mit dem Gastrocnemius und Soleus nicht beobachtet.

Den Flexor tibialis beschreibt Macalister, wie gewöhnlich, als zweiten Tibialis posticus, Hyrtl als Tibialis posticus accessorius. Der »zweite Tibialis posticus« (= Flexor tibialis) inseriert am Entocuneiforme, der erste (= Tibialis posticus!) am Naviculare.

Ich habe diesen Muskel am tibialen Randknochen inserieren sehen. Die Dimensionen sind bei *Chlamydophorus truncatus* jedoch so klein, daß Irrtümer leicht möglich sind.

Der Auffassung des Flexor tibialis als zweiten Tibialis posticus entsprechend faßt Macalister den Flexor fibularis als den untrennbar mit dem »Flexor hallucis« vereinigten »Flexor digitorum« auf.

Lumbricales beschreibt Macalister vier, die an den tibialen Seiten der Zehen inserieren.

8. Zusammenfassung.

Von den ersten beiden von Max Weber (1904) angegebenen Ordnungen der Edentata, den Tubulidentata und Pholidota, ist im vorliegenden je einer, von der Ordnung der Xenarthra sind fünf Vertreter untersucht worden. Von den letzteren gehört je ein Genus zu der Familie der Bradypodidae und Myrmecophagidae, drei stammen aus der Familie der Dasypodidae. Ehe ich an die eigentliche Zusammenfassung der Befunde gehe, möchte ich auch hier vorerst eine tabellarische Übersicht jener Muskeln geben, die eine größere Variabilität ihrer Verhältnisse zeigen. Siehe S. 270 u. 271. Die mehr Gemeinsames und Konstantes darbietenden Muskeln, wie der mediale und laterale Gastrocnemius, der Soleus, Popliteus, Tibialis posticus, Quadratus plantae und die Lumbricales finden im Anschlusse an diese Tabelle Berücksichtigung.

Aus alledem lassen sich folgende, für die Edendata im allgemeinen gültigen Sätze ableiten:

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und laterale Gastrocnemius zeigen den üblichen Ursprung vom medialen und lateralen Epicondylus femoris.

Die Vereinigung der Sehnen erfolgt entweder in der Mitte des

Unterschenkels oder etwas tiefer. Es kommen aber auch Fälle vor, in denen die Sehnen der beiden Gastrocnemii sich nicht vereinigen (*Chlamydophorus truncatus*), oder solche, in denen sich die Sehne des medialen Gastrocnemius nur mit einem Teil des lateralen Gastrocnemius verbindet (*Orycteropus aethiopicus*). In diesen beiden Fällen trat der laterale Gastrocnemius bzw. der isoliert gebliebene Teil desselben mit dem Soleus in Verbindung.

Die Insertion der beiden Gastrocnemii erfolgt wie üblich an der Hinterseite des Tuber calcanei. In einzelnen Fällen aber setzen sich Fasern auch noch in die Planta fort, sei es, um hier an der Bildung der Plantarfascie Anteil zu nehmen, sei es, um sich in die Muskelfasern des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis fortzusetzen.

γ) Der Soleus

ist im allgemeinen ein recht kräftig entwickelter Muskel, der hauptsächlich von der Fibula entspringt und häufig mit dem darunterliegenden Flexor fibularis innig verwachsen ist. Gewöhnlich inseriert der Muskel selbständig, ohne mit den beiden Gastrocnemii in Verbindung zu treten, vor und medial von denselben am Calcaneus. Zuweilen verbindet er sich dicht oberhalb des Calcaneus mit der Sehne der Gastrocnemii zu einer kurzen Achillessehne. In einzelnen Fällen erfolgt aber am Unterschenkel eine Vereinigung mit dem lateralen Gastrocnemius oder wenigstens einem Teil des lateralen Gastrocnemius, wobei dann der mediale Gastrocnemius isoliert bleibt.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris.

Seine Sehne hat zuweilen einen ähnlichen Verlauf, wie er häufig bei den Marsupialia und Insectivoren vorzufinden ist. Am oberen Teil des Unterschenkels wird sie von der Sehne der beiden Gastrocnemii bedeckt, gewinnt aber im weiteren Verlaufe eine immer oberflächlichere Lage, indem sie erst an die mediale Seite der Gastrocnemiussehne, sodann auf sie tritt und so die Insertionsstelle der Gastrocnemii zudeckend in die Planta verläuft. Hier teilt sie sich dann in die perforierten Sehnen.

In einer zweiten Reihe von Fällen aber gewinnt die Sehne des Plantaris diese oberflächliche Lage nicht, sondern bleibt bis an das Tuber calcanei von der Sehne der beiden Gastrocnemii bedeckt und

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Orycteropus aethiopicus	lebt in selbstgegrabenen Höhlen, richtet sich auf den hinteren Extremitäten auf.	geht in der Planta in eine breite Sehne über, welche sich in vier perforierte Sehnen für die lateralen vier Zehen teilt.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	Eine Teilsehne inseriert am Metatarsale u. d. Fascie des Hallux. Eine zweite vereinigt sich mit der Sehne d. Flex. fib.	verbindet sich mit einer Teilsehne des Flexor tibial. und teilt sich sodann in 5 Einzelsehnen zu den Endphalangen der Zehen.
Manis	Manidae sind meist gute Kletterer. Manche gehen auf Hinterbeinen. Haben Grabkrallen zum Aufreißen von Termitenbauen. Plantigrad.	inseriert vor und medial von der Sehne der beiden Gastrocnemii am Tuber calcanei. Keine Fortsetzung in die Planta.	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus, gibt vier Sehnen ab, die an den Sehnenscheiden der lateralen vier Zehen inserieren. Keine deutlich ausgesprochene Perforation. Tiefer Kopf: von Sehne des Flexor fibularis. Bildet 2 Sehnen, die bedeckt vom oberfl. Kopf an den Sehnenscheiden der 3. und 4. Zehe inserieren.	inseriert am Metatarsale des Hallux und an einem tibialen Randknochen. Keine Verbindung mit dem Flexor fibularis.	bildet fünf Sehnen zu den Endphalangen der Zehen. Keine Verbindung mit dem Flexor tibialis.
Bradypus tridactylus	die Bradypodidae hängen mit den Hinterfüßen an Bäumen. Auf dem Boden sind die B. schlecht beweglich.	Sehne vereinigt sich mit der des Flex. fibularis und Flex. tibialis. Abgabe von 3 Sehnen, die mit dreien des Quadr. plantae die Endphalangen versorgen.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	Sehne vereinigt sich mit der des Flexor fibularis u. Plantaris. Abgabe von 3 Sehnen, die mit dreien des Quadratus plantae die Endphalangen versorgen.	Sehne vereinigt sich mit d. des Plantaris u. Flex. tibial. Abgabe v. 3 Sehnen, die mit dreien des Quadratus plantae d. Endphalangen versorgen.

Tier.	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Myrmecophaga jubata	Terrester. Die Hinterfüße treten mit der ganzen Sohle auf.	inseriert an der lateralen Seite d. unt. Abschn. d. Gastrocnemius-Sehne, in d. Unterschenkel-Fascie. (?)	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus, ist z. Teil Fortsetzung der Gastrocnemius-Sehne. Bildet vier perforierte Sehnen für die 2., 3., 4. und 5. Zehe. Tiefer Kopf: fehlt.	inseriert in der Plantarfascie. Keine Verbindung mit dem Flexor fibularis.	bildet fünf Sehnen zu den Endphalangen der Zehen. Keine Verbindung mit dem Flexor tibialis.
Dasypus sexcinctus	Dasypodidae graben Höhlen.	geht in der Planta in eine breite Sehne über, d. sich in vier Sehnen f. d. medialen vier Zehen teilt. Insertion an Sehnenscheiden. Deutl. Perforation.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	inseriert in der Plantarfascie. Keine Verbindung mit dem Flexor fibularis.	bildet fünf Sehnen zu den Endphalangen der Zehen. Keine Verbindung mit dem Flexor tibialis.
Tolypeutes tricinctus		setzt sich mit einem Teil d. Gastrocnemius-Sehne in die Planta fort u. teilt sich in 4 Sehnen, welche an d. Sehnensch. d. vier medialen Zehen ins. Deutl. Perforation.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	fehlt.	bildet fünf Sehnen, die zu den Endphalangen der Zehen verlaufen.
Chlamydophorus truncatus	lebt wie der Maulwurf.	geht in der Planta in eine br. Sehne über u. bild. 5 Sehnen, welche i. d. Sehnenscheid. d. Zehen übergehen. Die lat. 4 zeig. deutl. Perf.	Oberfl. Kopf: fehlt. Tiefer Kopf: fehlt.	inseriert in der Plantarfascie und am tibialen Randknochen. Keine Verbindung mit d. Flex. fibul.	bildet fünf Sehnen, die zu den Endphalangen der Zehen verlaufen. Keine Verbindung mit d. Flex. tibial.

inseriert hier entweder, wie bei *Homo*, an jenem Knochen medial und vor der Gastrocnemiussehne, oder aber sie setzt sich in die Planta fort. Dabei gleitet sie dann in einer Rinne des Calcaneus, die von der Gastrocnemiussehne überdacht wird (in einem Fall verläuft sie auch medial von der Gastrocnemiussehne durch diese Rinne). In der Planta erfolgt dann die Aufteilung in 4—5 Sehnen, welche an den Sehnenscheiden inserieren, innerhalb derselben aber eine deutliche Perforation zeigen.

Auffallend ist, daß zuweilen auch der Hallux vom Plantaris eine Sehne bekommt.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt meist. Denn die perforierten Sehnen werden vom Plantaris abgegeben.

In den seltenen Fällen, in denen ich den Muskel vorgefunden habe, entspringt er vom Calcaneus und inseriert an den Sehnenscheiden der vier lateralen Zehen. Innerhalb der Sehnenscheiden ist eine mehr oder weniger deutliche Perforation zu bemerken.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

fehlt zuweilen. Wenn er vorhanden ist, verhält er sich ähnlich wie bei den Insectivora.

β) Der Flexor tibialis

kann fehlen, ist aber in der Regel vorhanden.

Er entspringt hauptsächlich von der Tibia, zuweilen aber auch von der Membrana interossea und der Fibula.

In bezug auf seine Insertion kann man, wie bei den Marsupialia und Insectivora, drei Grundtypen unterscheiden:

1. Die Sehne des Flexor tibialis inseriert in der Plantarfascie, am tibialen Randknochen oder am Metatarsale des Hallux. Sie tritt mit der Sehne des Flexor fibularis in keinerlei Verbindung.
2. Die Sehne des Flexor tibialis vereinigt sich mit der des Flexor fibularis (nur bei *Bradypus tridactylus* beobachtet).
3. Die Sehne des Flexor tibialis teilt sich in zwei Teilsehnen. Eine derselben inseriert am Metatarsale und der Grundphalanx des Hallux. Die zweite verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis und gibt mit dieser gemeinsam die fünf Sehnen zu den Endphalangen ab. Die Sehnenfasern des Flexor tibialis

verlaufen hauptsächlich zum Hallux, einzelne aber auch zur 5. Zehe.

γ) Der Flexor fibularis

ist auch bei den Edentata im allgemeinen der stärkste Muskel des Unterschenkels. Er ist in der Regel der alleinige und ausschließliche Beuger der Endphalangen.

Mit dem Flexor tibialis tritt er meistens in keinerlei Verbindung. In vereinzelten Fällen ist jedoch auch die Verbindung der ganzen oder einer Teilsehne des Flexor tibialis mit der Sehne des Flexor fibularis zu beobachten.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

fehlt in der Regel. Ich habe einen ähnlichen Muskel nur bei *Manis* beobachtet. Der Muskel entspringt hier von der Sehne des Flexor fibularis und bildet zwei Sehnen, die von den entsprechenden Sehnen des oberflächlichen Kopfes bedeckt werden und mit diesen an den Sehnenscheiden der 3. und 4. Zehe inserieren.

ε) Der Tibialis posticus

zeigt ungefähr dasselbe Verhalten wie bei den Marsupialia und Insectivora.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt zuweilen. In andern Fällen ist er sehr kräftig. Der Muskel entspringt vom Calcaneus und inseriert an der Sehne des Flexor fibularis.

In einem Falle geht aber ein Teil des Muskels in eine Sehne über, die sich mit der Hallux-Sehne des Flexor fibularis vereinigt.

Bei *Bradypus tridactylus* bildet der Quadratus plantae sogar drei kräftige Sehnen.

η) Die Lumbricales.

Sie können zuweilen fehlen. Zuweilen sind sie einfach, manchmal aber auch doppelt vertreten.

9. Vergleichend anatomische Bemerkungen.

Ein Vergleich der bei den Edentata mit den bei Marsupialia und Insectivora gewonnenen Befunde ergibt:

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α u. β) Der mediale und laterale Gastrocnemius.

Diese beiden Muskeln zeigen in bezug auf ihren Ursprung dieselben Verhältnisse wie bei den Insectivora. Auch der laterale

Gastrocnemius entspringt wie bei diesen rein femoral, während er bei den Monotremen rein fibular entspringt und bei den Marsupialia außer fibularen noch häufig Ursprungsfasern vom Femur hat.

Die innige Zusammengehörigkeit des medialen und lateralen Gastrocnemius ist bei den Edentata, ebenso wie bei den Insectivora, viel ausgesprochener als bei den Marsupialia. Die Vereinigung der beiden Sehnen ist hier die Regel, während sie bei den Marsupialia die Ausnahme ist.

γ) Der Soleus

ist bei den Edentata, ebenso wie bei den meisten Insectivora, kräftig entwickelt. Bei den Marsupialia fehlt er durchweg oder wird höchstens durch einige Muskelfasern angedeutet.

Bei den Insectivora verbindet sich der Soleus, wenn er vorhanden ist, in der Regel mit den Gastrocnemii zum Triceps surae. Bei den Edentata ist die Bildung eines Triceps surae und einer Achillessehne seltener. Gewöhnlich bleibt der Soleus in seinem ganzen Verlaufe selbständig und inseriert vor der Sehne der Gastrocnemii am Calcaneus.

δ) Der Plantaris

entspringt bei den Edentata, ebenso wie bei den Insectivora und Marsupialia, hauptsächlich vom lateralen Epicondylus femoris.

Bei den Marsupialia geht der Muskel über die Insertionsstelle der Gastrocnemii am Tuber hinweg und setzt sich in der Planta in die Plantarfascie fort, von deren Unterseite zuweilen der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt. In seltenen Fällen geht ein oder der andre Strang der Plantarfascie selbst in eine Sehne über, die ebenso wie der Flexor digitorum brevis an der Sehnenscheide inseriert und innerhalb derselben perforiert wird.

Bei den Insectivora geht in einem Fall die Sehne des Plantaris, die über dem Tuber calcanei ebenfalls oberflächlich liegt und die Insertionsstelle der Gastrocnemii zudeckt, unmittelbar in den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis über. In andern Fällen aber setzt sich die Sehne des Plantaris als solche in die Planta fort und gibt vier Sehnen ab, welche an den Sehnenscheiden inserieren und innerhalb derselben perforiert werden.

Bei den Edentata ist das zuletzt beschriebene Verhalten die Regel. Variabel ist jedoch der Verlauf der Plantaris-Sehne vor der Teilung in die Einzelsehnen: In einzelnen Fällen verläuft die Plantaris-Sehne oberflächlich über die Ansatzstelle der Gastrocnemii

hinweg. In andern Fällen wird sie von der Gastrocnemius-Sehne bedeckt, wieder in andern liegt sie am Calcaneus medial von der Gastrocnemius-Sehne.

Außer der Insertion an den Mittelphalangen finden sich bei den Edentaten in vereinzelten Fällen noch andre Insertionstypen vor. So die Insertion am Tuber calcanei, vor und medial von der Insertionsstelle der Gastrocnemii (ähnlich wie bei *Homo*), ferner die Vereinigung der Plantaris-Sehne mit der des Flexor fibularis (siehe *Bradypus tridactylus*).

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis,

der bei den Marsupialia fast regelmäßig vorhanden ist, fehlt bei den Edentata, ebenso wie bei den Insectivora sehr häufig. Der Plantaris gibt in diesen Fällen die perforierten Sehnen ab.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

fehlt zuweilen. Wenn er vorhanden ist, so entspringt er bei den Edentata ebenso wie bei den Insectivora im allgemeinen rein femoral, während er bei den Monotremata einen rein fibularen Ursprung aufweist, bei den Marsupialia aber schon das Bestreben zeigt, auf das Femur zu wandern.

β) Der Flexor tibialis

zeigt bei den Edentata dieselben drei Grundtypen der Insertion wie bei den Insectivora und Marsupialia:

1. Isolierte Insertion am medialen Fußrand (Plantarfascie, tibialer Randknochen oder Hallux).
2. Vereinigung der Sehne mit der des Flexor fibularis.
3. Spaltung in zwei Teilsehnen, deren eine sich nach dem 1., die andre nach dem 2. Grundtypus verhält.

Bei den Monotremata verhält sich die Sehne des Flexor tibialis nach dem 1. Grundtypus.

γ) Der Flexor fibularis

verhält sich im allgemeinen wie bei den Insectivora und den Marsupialia. Meist ist er der alleinige und ausschließliche Beuger der Endphalangen. Manchmal aber vereinigt sich ein Teil oder die ganze Sehne des Flexor tibialis mit ihm und unterstützt ihn in dieser Funktion.

Bei den Monotremata erfolgt eine Vereinigung der Sehnen niemals.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis,

der bei den hier untersuchten Monotremata und Marsupialia immer vorhanden ist, fehlt in der Regel bei den Edentata ebenso wie bei den Insectivora. Die perforierten Sehnen werden dann vom Plantaris oder dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis abgegeben.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich bei den Edentata ebenso wie bei den Monotremata, Marsupialia und Insectivora.

ζ) Der Quadratus plantae,

der bei den Marsupialia häufig fehlt, fehlt bei den Insectivora und Edentata seltener.

η) Die Lumbricales

sind bei den Edentata ebenso regelmäßig vorhanden wie bei den Marsupialia. Sie fehlen nur selten. Zuweilen sind sie verdoppelt. Bei den Insectivora fehlen sie häufig zum Teil, manchmal ganz.

IV. Prosimiae.

1. Lemur rufifrons (Tafel III, Fig. 9 u. 10).

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. In der Mitte des Unterschenkels verbindet er sich mit dem lateralen Gastrocnemius und dem Soleus. Die gemeinsame Sehne inseriert am Tuber calcanei, wo sie von der Sehne des Plantaris bedeckt wird.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt mit dem Plantaris gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Etwa in der Mitte des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem medialen Gastrocnemius und dem Soleus. Die gemeinsame Sehne inseriert am Tuber calcanei, wo sie von der Sehne des Plantaris bedeckt wird.

γ) Der Soleus

entspringt mit schmaler Sehne vom Capitulum der Fibula. Er wird vom lateralen Gastrocnemius bedeckt und inseriert mit einem Teil seiner Muskelfasern schon in der Mitte des Unterschenkels an der gemeinsamen Gastrocnemiussehne, während die übrigen Muskelfasern nach und nach an dieselbe herantreten. Mit dem lateralen und medialen Gastrocnemius zusammen inseriert er am Tuber calcanei, wo die gemeinsame Sehne von der des Plantaris bedeckt wird.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Sein Muskelbauch liegt medial vom Soleus, fast in ein und derselben Ebene mit diesem.

In der Mitte des Unterschenkels tritt seine Sehne an die mediale Seite der Achillessehne, im weiteren Verlaufe auf dieselbe, so daß sie auf dem Tuber calcanei die Insertionsstelle der Achillessehne vollständig zudeckt. Mit den Randpartien setzt sich die Sehne am Tuber calcanei an, ihr Hauptteil verläuft aber frei weiter in die Planta und bildet hier die Plantaraponeurose, die, wie auch Loth (1908) beschreibt, besonders an der fibularen Seite der Planta gut entwickelt ist. Auf Tafel III, Fig. 9 ist ein Strang zur Sehnenscheide der 4. Zehe, den ich besonders deutlich hervortretend fand, noch erhalten.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

wird von der Plantaraponeurose, mit der er innig verwachsen ist, bedeckt. Der Muskel entspringt zum Teil von der Unter-, d. h. Dorsalseite der Plantaraponeurose, zum Teil vom Tuber calcanei und geht in zwei Sehnen über. (Taf. III, Fig. 10.)

Die eine bildet die perforierte Sehne für die zweite Zehe.

Die zweite verbindet sich mit einer Sehne, die vom tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis abgegeben wird, und bildet mit ihr die perforierte Sehne der dritten Zehe.

Mit der Plantaraponeurose und dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis innig verwachsen ist der Abductor des Hallux und der fünften Zehe.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Condylus femoris. Seine Fasern divergieren medialwärts und inserieren am oberen Fünftel der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der Tibia, unterhalb des distalen Randes des Popliteus, ferner von der Membrana interossea.

Die Sehne tritt am medialen Malleolus hinter die Sehne des Tibialis posticus und liegt in der Planta oberflächlich von der Sehne des Flexor fibularis, mit der sie in Verbindung tritt. Ihre Sehnenfasern verteilen sich an die erste, vierte und fünfte Zehe, welch letztere keine Sehnenfasern vom Flexor fibularis bekommt. Die zum Hallux und zur vierten Zehe verlaufenden Fasern dagegen gesellen sich zu solchen des Flexor fibularis und bilden mit diesen gemeinsam die eigentliche Hallux-Sehne, sowie die perforierende, an der Endphalanx inserierende Sehne für die vierte Zehe.

Von der Plantarseite der Sehne des Flexor tibialis entspringt der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt mit dem Tibialis posticus gemeinsam, mit dem er bis etwa zur Mitte des Unterschenkels verwachsen bleibt, vom Capitulum der Fibula und der Membrana interossea. An seinem Ursprunge wird er vom Soleus bedeckt.

Die Sehne verläuft am medialen Malleolus hinter der des Flexor tibialis, wird aber in der Planta von letzterer bedeckt und tritt mit ihr in Verbindung; und zwar setzt sich die Hallux-Sehne aus etwa $^2/_3$ Fasern des Flexor fibularis und $^1/_3$ des Flexor tibialis zusammen.

Die zweite und dritte Zehe werden nur von Sehnen des Flexor fibularis versorgt.

Die Sehne für die vierte Zehe besteht zum Teil aus Fasern des Flexor fibularis, zum Teil des Flexor tibialis.

Die für die fünfte Zehe bestimmte Sehne wird nur vom Flexor tibialis abgegeben.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von dem Plantarabschnitt der Sehne des Flexor tibialis und geht in drei Sehnen über. (Taf. III, Fig. 10.)

Die mediale dieser drei Sehnen vereinigt sich mit der lateralen Sehne des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis und

bildet mit dieser die an der Mittelphalanx inserierende perforierte Sehne der dritten Zehe.

Die mittlere der drei Sehnen des tiefen Kopfes bildet die perforierte Sehne der vierten, die laterale die perforierte Sehne der fünften Zehe.

ε) Der Tibialis posticus

entspringt mit dem Flexor fibularis gemeinsam, mit dem er bis etwa zur Mitte des Unterschenkels verwachsen bleibt, von dem Capitulum der Fibula und der Membrana interossea. Die Sehne wird am medialen Malleolus von der Sehne des Flexor tibialis bedeckt und tritt dann in die Planta, wo sie am Naviculare und Cuneiforme I inseriert.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Sie entspringen aus den vier Winkeln, welche von den fünf perforierenden Sehnen gebildet werden, und inserieren an den tibialen Seiten der zweiten, dritten, vierten und fünften Zehe, wo sie in die Dorsalaponeurose übergehen.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt dicht oberhalb des Kniegelenks einen Ast ab, der sich an den medialen, den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris verteilt. Ein Zweig tritt zwischen den lateralen Gastrocnemius und den Plantaris in die Tiefe und versorgt den Soleus.

Ein zweiter Ast geht dicht unterhalb des Kniegelenkes ab und versorgt den Popliteus und den Tibialis posticus.

Ein dritter Ast versorgt den Flexor tibialis und den Flexor fibularis.

Der N. tibialis verläuft am medialen Malleolus in die Planta und teilt sich hier in eine Anzahl von Ästen, ohne daß eine deutliche Teilung in einen N. plantaris medialis und N. plantaris lateralis erfolgt. Erst aus dem weiteren Verlauf der Äste, besonders dem Verhalten der Hautäste kann man ersehen, was dem N. plantaris medialis, was dem N. plantaris lateralis zuzurechnen ist.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis wird vom N. plantaris lateralis und medialis versorgt, der tiefe Kopf vom N. plantaris lateralis.

Lemur macaco bietet ähnliche Befunde wie *Lemur rufifrons*.

Der mediale, laterale Gastrocnemius und Soleus verhalten sich wie bei diesem.

Der Plantaris geht in die ähnlich sich verhaltende Plantaraponeurose über, von deren Unterseite der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt. Dieser gibt die perforierten Sehnen für die zweite und dritte Zehe ab, während der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis von der Sehne des Flexor tibialis entspringt und die perforierten Sehnen für die vierte und fünfte Zehe abgibt. Zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf besteht keine Verbindung, wie sie bei *L. rufifrons* zu beobachten war.

Die Sehne des Flexor tibialis tritt mit der des Flexor fibularis in Verbindung. Dabei gibt der Flexor tibialis eine perforierende Sehne zur fünften, der Flexor fibularis zur zweiten Zehe ab. Die erste, dritte und vierte Zehe versorgen beide Muskeln gemeinsam.

Ein Quadratus plantae fehlt auch bei *Lemur macaco*.

Die Lumbricales sind einfach vertreten und verhalten sich ähnlich wie bei *Lemur rufifrons*.

2. Galago galago.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

wie bei *Lemur rufifrons*.

β) Der laterale Gastrocnemius

wie bei *Lemur rufifrons*.

γ) Der Soleus

wie bei *Lemur rufifrons*.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius, mit dem er am Ursprunge verwachsen ist, vom lateralen Epicondylus femoris. Die Sehne verläuft erst an der medialen Seite der Achillessehne, tritt aber im weiteren Verlaufe auf sie, so daß sie über dem Tuber calcanei die Insertionsstelle der Gastrocnemii vollständig zudeckt.

Die Sehne selbst verläuft frei in die Planta, wo sie in die Plantar-

aponeurose übergeht, die sich ähnlich, wie Lotii (1908) bei *Galago Garnetti* angibt, verhält. Ein starker tibialer Strang verläuft zum Hallux, mehrere schwächere zu den Zehen, die sie aber nicht erreichen, sondern schon früher an der Haut inserieren.

Von der Unterseite der Plantaraponeurose entspringt der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose und geht in eine Sehne über, die als perforierte Sehne an der zweiten Phalanx der zweiten Zehe inseriert. Neben diesem Muskel entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose noch ein zweites, ebenso starkes Muskelbündel, das an der Grundphalanx der 5. Zehe inseriert, aber auch in die Dorsalaponeurose übergeht. Das Muskelbündel erweckt den Anschein, als gehörte es zum oberflächlichen Kopf. Es hat aber keine perforierte Sehne. Zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf besteht keine Verbindung.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

Die tiefe Muskelgruppe verhält sich ähnlich wie bei *Lemur rufifrons*. Zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf des Flexor digitorum brevis besteht aber keine Verbindung. Die Sehne des oberflächlich verlaufenden Flexor tibialis vereinigt sich mit der des Flexor fibularis vor der Teilung in Einzelsehnen. Soweit zu ersehen ist, versorgt der Flexor fibularis die 3. und 4. Zehe, der Flexor tibialis die 5. allein. Die 1. Zehe wird von beiden gemeinsam, aber vorwiegend vom Flexor fibularis, die zweite ebenfalls gemeinsam, aber vorwiegend vom Flexor tibialis versorgt.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt dicht oberhalb des Kniegelenks zwei Äste ab: einen schwachen medialen zum medialen Gastrocnemius, einen stärkeren lateralen zum lateralen Gastrocnemius und Soleus.

In der Kniekehle geht ein Ast zum Plantaris ab.

Darauf folgen nacheinander drei Äste: Der erste dieser drei verzweigt sich an den Popliteus, den Flexor fibularis und den Tibialis

posticus. Der zweite versorgt den Flexor tibialis. Der dritte geht zum Flexor fibularis.

Wie bei *Lemur rufifrons* erfolgt keine deutliche Teilung in einen N. plantaris medialis und lateralis. Aus dem Verlauf der Hautäste läßt sich aber wohl erkennen, welche Äste dem N. plantaris medialis, welche dem lateralis zuzurechnen sind.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis wird vom N. plantaris lateralis und medialis versorgt, der tiefe scheint nur vom N. plantaris lateralis innerviert zu werden.

3. Stenops tardigradus. (Taf. IV, Fig. 11.)

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris, gemeinsam mit einem Kopf des Plantaris. Während dieser mediale Plantaris-Kopf sich nun mit dem lateralen verbindet, tritt der mediale Gastrocnemius zum lateralen Gastrocnemius und Soleus und bildet mit diesen beiden Muskeln eine gemeinsame Muskelmasse, die mit ihrer Sehne an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt mit dem lateralen Plantaris-Kopf gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Während der laterale Plantaris-Kopf sich nun mit dem medialen Kopf vereinigt, bildet der laterale Gastrocnemius mit dem Soleus und dem medialen Gastrocnemius eine gemeinsame Muskelmasse, die mit ihrer Sehne an der Hinterseite des Tuber calcanei inseriert.

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum der Fibula. Er vereinigt sich mit dem medialen und lateralen Gastrocnemius und bildet so mit diesen beiden Muskeln den Triceps surae. Die gemeinsame Sehne inseriert an der Hinterseite des Tuber calcanei.

δ) Der Plantaris

hat zwei Ursprungsköpfe, einen medialen und einen lateralen. Der

mediale entspringt gemeinsam mit dem medialen Gastrocnemius vom medialen Epicondylus femoris, der laterale mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Einen aus 2 Köpfen bestehenden Plantaris habe ich auch bei einem Exemplar *Erinaceus europaeus* beobachtet. Der Muskel entsprang aber dort nicht vom Femur, wie bei *Stenops tardigradus*, sondern von der Tibia.

Der mediale Ursprungskopf des Plantaris scheint bei *Stenops tardigradus* eine Abspaltung des medialen Gastrocnemius zu sein, denn beide Muskeln werden von demselben Nervenast innerviert.

Am oberen Drittel des Unterschenkels vereinigen sich beide Ursprungsköpfe zu einer gemeinsamen Sehne, welche von dem Triceps surae bedeckt wird, dann an der medialen Seite desselben an die Oberfläche tritt und so in die Planta verläuft, wobei sie die Insertionsstelle der Achillessehne zudeckt. Am Calcaneus heftet sich die Sehne mit den Randpartien an und geht in der Planta in eine schwach entwickelte Aponeurose über. Von der Unterseite dieser Aponeurose entspringen einzelne Fasern des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt als kleiner Muskel vom Calcaneus und von der Unterseite der Plantaraponeurose. Der Muskel geht in eine feine Sehne über, welche von der entsprechenden Sehne des Flexor perforans perforiert wird und dann an der Mittelphalanx der 2. Zehe inseriert. Mit dem tiefen Kopf tritt der oberflächliche in keine Verbindung.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

Die unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und sieben Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt vom Ligamentum genu collaterale fibulare und von dem lateralen Meniscus. Die Fasern divergieren medialwärts und inserieren an der medialen Tibiakante.

β) Der Flexor tibialis

hat zwei Ursprungsköpfe. Ein medialer entspringt medial von der Ursprungsstelle des medialen Gastrocnemius und des medialen Plantaris-Kopfes vom medialen Epicondylus femoris. Ein zweiter, lateraler Ursprungskopf kommt von der Tibia und der Membrana interossea.

Die gemeinsame Sehne verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie die Sehne des Flexor fibularis kreuzt und zum Teil zudeckt. Sie teilt sich in fünf Sehnen. Die medialen drei verbinden sich mit je einer Sehne des Flexor fibularis und inserieren mit diesen an den Endphalangen der medialen drei Zehen.

Die lateralen zwei Sehnen inserieren, ohne mit Sehnen des Flexor fibularis in Verbindung zu treten, an den Endphalangen der vierten und fünften Zehe.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt hauptsächlich von der Hinterseite der Fibula, bekommt aber auch Ursprungsfasern vom Ligamentum genu collaterale fibulare und vom fibularen Meniscus.

Die Sehne des Muskels verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie vom oberflächlich verlaufenden Flexor tibialis gekreuzt wird. Dort teilt sie sich in drei Sehnen, welche sich mit den medialen drei Sehnen des Flexor tibialis vereinigen. Mit diesen gemeinsam bildet der Flexor fibularis die drei an den Endphalangen der ersten, zweiten und dritten Zehe inserierenden Sehnen.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor tibialis. Der Muskel geht in drei Sehnen über, welche von den Sehnen des Flexor perforans perforiert werden und an den Mittelphalangen der dritten, vierten und fünften Zehe inserieren. Mit dem oberflächlichen Kopf tritt der Muskel in keine Verbindung.

ε) Der Tibialis posticus

entspringt, bedeckt vom Flexor fibularis, mit diesem gemeinsam vom lateralen Meniscus und vom Ligamentum genu collaterale fibulare. Die Sehne des Muskels verläuft hinter dem medialen Malleolus in die Planta, wo sie am Naviculare und Cuneiforme I inseriert.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer sieben vorhanden. Sie entspringen aus den Winkeln, welche von den Sehnen des Flexor perforans gebildet werden, und inserieren an den einander zugekehrten Seiten der fünften, vierten, dritten und zweiten, sowie der tibialen Seite der zweiten Zehe.

B. Innervation.

Der N. tibialis gibt dicht oberhalb des Kniegelenks einen Ast zum medialen Gastrocnemius und zum medialen Kopf des Plantaris ab.

Dann folgt ein Ast, der sich ähnlich, wie in meiner Arbeit »Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß« bei den Marsupialia beschrieben wurde, verhält. Dieser Ast verläuft in der Fascie, die den Triceps surae bedeckt, abwärts, tritt dann von lateral her unter den Triceps surae und vereinigt sich hier mit einem vom Hauptstamm des N. tibialis sich abspaltenden Ast zum N. plantaris lateralis.

Eine kleine Strecke distal von dem soeben beschriebenen Ast verläßt den N. tibialis ein Ast, der sich an den lateralen Gastrocnemius und den lateralen Kopf des Plantaris verzweigt.

Als nächster folgt ein Muskelast für den Popliteus.

Oberhalb der proximalen Grenze des Popliteus entspringt ein Nervenast, der sich an den Soleus, Flexor fibularis und Tibialis posticus verzweigt.

Zum Schluß folgt als letzter Muskelast des Unterschenkels ein Nerv für die beiden Köpfe des Flexor tibialis.

Oberhalb des Malleolus geht vom N. tibialis ein Ast ab, der sich mit dem oben beschriebenen zweiten Unterschenkelast des N. tibialis zum N. plantaris lateralis vereinigt. Der übrigbleibende Stamm stellt den N. plantaris medialis dar.

4. Perodicticus potto.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird dargestellt durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

Alle diese Muskeln zeigen bei meinem Exemplar untereinander eigentümliche Verwachsungen. Kaum zwei Muskeln lassen sich isolieren.

Ähnlich wie bei *Stenops tardigradus* kommt es zur Ausbildung eines Triceps surae, dessen Sehne an der Hinterseite des Calcaneus inseriert.

Auch der Plantaris verhält sich ähnlich wie bei *Stenops tardigradus*. Die Sehne deckt den Ansatz der Achillessehne am Tuber calcanei zu und setzt sich als Plantaraponeurose in die Planta fort.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt nicht von der Unterseite der Plantaraponeurose, sondern vom Körper des Calcaneus. Er zeigt keinen Zusammenhang mit dem Plantaris und bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Diese verhält sich ähnlich wie bei *Stenops tardigradus*.

Der Flexor tibialis tritt mit dem Flexor fibularis in Verbindung.

Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor tibialis und bildet die perforierten Sehnen für die dritte, vierte und fünfte Zehe.

Über die Muskulatur der Prosimiae besteht eine ziemlich umfangreiche Literatur. Einzelne dieser Arbeiten möchte ich nicht unberücksichtigt lassen. Bei der Eindeutigkeit der Verhältnisse ist ein Vergleich der verschiedenen Befunde bedeutend leichter, als es bei den niederen Tiergruppen der Fall war.

Über Lemurinae haben Murie und Mivart (1872) ähnliche Befunde verzeichnet wie ich bei *Lemur rufifrons*.

Über *Chiromys madagascariensis* hat Zuckerkandl (1900) eine recht umfangreiche Arbeit veröffentlicht, deren Resultate ich, da ich selbst kein Exemplar *Chiromys* untersucht habe, kurz wiedergeben möchte:

Die von mir als oberflächliche Muskelgruppe bezeichneten Muskeln zeigen ungefähr dieselben Verhältnisse, wie sie bei *Lemur rufifrons* verzeichnet worden sind.

Flexor tibialis und Flexor fibularis treten ebenfalls, wie bei allen Prosimiae, in Beziehung zueinander. Die Verteilung der Sehnenfasern zu den einzelnen Zehen, die im allgemeinen wechselnd ist, zeigt hier wieder ein neues Bild. Zuckerkandl gibt nämlich an, daß die 5. Zehe, die ich bei den von mir untersuchten Prosimiae immer nur vom Flexor tibialis versorgt fand, bei *Chiromys* auch Sehnenfasern vom Flexor fibularis erhält. Die übrigen Zehen werden etwa zu gleichen Teilen von beiden Muskeln versorgt.

Bei dem Flexor digitorum brevis unterscheidet Zuckerkandl ebenfalls einen oberflächlichen und tiefen Kopf.

Der oberflächliche Kopf entspringt bei *Chiromys* von der Plantaraponeurose und gibt die perforierte Sehne für die zweite Zehe ab, der tiefe von der Sehne des Flexor tibialis und versorgt in gleicher Weise die dritte, vierte und fünfte Zehe. Zwischen beiden Muskeln scheint nach der Beschreibung keine Verbindung zu bestehen.

Die übrigen Muskeln verhalten sich ähnlich wie bei *Lemur rufifrons*. Der Quadratus plantae fehlt auch hier.

Oudemanns (1888) gibt, wie Zuckerkandl zitiert, bei *Chiromys* in bezug auf den Flexor tibialis und fibularis wieder eine andre Verteilung der Sehnen an: Von beiden Muskeln gemeinsam wird die dritte, vierte, fünfte und, wie hervorzugehen scheint, auch die erste Zehe versorgt. Dagegen wird die zweite nur vom Flexor fibularis versehen. Auch Oudemanns fand also zur fünften Zehe Sehnenfasern von beiden Muskeln verlaufen.

Owen (1866) fand bei *Chiromys* die zweite Zehe von beiden Muskeln versorgt. Vor der Teilung in die für die dritte, vierte und fünfte Zehe bestimmten Sehnen gesellt sich nach seinen Angaben zur Sehne des Flexor tibialis noch die des Flexor fibularis.

Otolicnus verhält sich nach Zuckerkandl (1900) ähnlich wie *Galago galago*. Während ich aber bei *Galago galago* die Hallux-Sehne vom Flexor tibialis und Flexor fibularis gebildet fand, wird sie bei *Otolicnus* nur vom Flexor fibularis gebildet.

Nycticebus verhält sich nach Mivart und Murie (1865) ähnlich wie *Stenops tardigradus*.

Den Flexor tibialis fanden beide Autoren ebenfalls vom Epicondylus femoris entspringen. Der Plantaris aber soll fehlen.

5. Zusammenfassung.

Von den fünf von Max Weber (1904) angegebenen Familien der Prosimiae sind hier drei mit je einem, bzw. zwei Vertretern untersucht worden; ich habe dieselben in bezug auf die Muskeln, die eine größere Variabilität innerhalb der Säugetierreihe zu zeigen pflegen, auf S. 288 u. 289 tabellarisch zusammengestellt.

Aus dem Vorhergegangenen lassen sich für die Prosimiae etwa folgende im allgemeinen gültige Sätze ableiten:

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und laterale Gastrocnemius

zeigen bei den Prosimiae den üblichen Ursprung vom medialen und lateralen Epicondylus femoris.

Die Vereinigung der Sehnen erfolgt ungefähr in der Mitte des Unterschenkels. Fälle, in denen eine Vereinigung nicht erfolgt wäre, habe ich nicht beobachtet.

Ebenso vereinigt sich in allen von mir untersuchten Fällen der Soleus mit den beiden Gastrocnemii, so daß es zur Ausbildung eines

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Lemur rufifrons.	Die Lemurinae halten sich vorwiegend auf den Bäumen auf. Sie springen und laufen auf allen Vieren.	endet als Plantaraponeurose.	Oberfl. Kopf: entspringt von der Plantaraponeurose u. v. Calcaneus. Eine Sehne bildet die perforierte Sehne der 2. Zehe. Eine zweite verbindet sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne der 3. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Er gibt zwei perforierte Sehnen für die 5. und 4. Zehe ab. Eine dritte verbindet sich mit der zweiten des oberflächlichen Kopfes zur perforierten Sehne der 3. Zehe.	Der Flexor tibialis verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 . . 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .	
Lemur macaco.		wie *L. rufifrons.*	Oberfl. Kopf: entspringt von der Plantaraponeurose, versorgt die 2. und 3. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt wie bei *Lemur rufifrons.* Versorgt die 4. und 5. Zehe. Zwischen den Köpfen keine Verbindung.	Der Flexor tibialis verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 . 3 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .	

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis	Flexor fibularis
Galago galago.	Spring- und Kletterfunktion gut entwickelt. Auf dem Boden springen die *G.* mit den hinteren Extremitäten aufrecht wie Känguruhs.	wie bei *Lemur rufifrons.*	Oberfl. Kopf: entspringt von der Plantaraponeurose, gibt die perforierte Sehne für die 2. Zehe ab. Tiefer Kopf: entspringt wie bei *Lemur rufifrons*, versorgt die übrigen Zehen mit perforierten Sehnen. Zwischen den Köpfen keine Verbindung.	Der Flexor tibialis verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . . 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .	
Stenops tardigradus	Die Lorisinae sind durchweg arboricol. Die 1. Zehe ist stark opponierbar.	wie bei *Lemur rufifrons.*	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus mit der Plantaraponeurose. Perforierte Sehne zur 2. Zehe. Tiefer Kopf: von Sehne des Flexor tibialis, gibt die übrigen perforierten Sehnen ab. Zwischen beiden Köpfen keine Verbindung.	Der Flexor tibialis verbindet sich mit der Sehne des Flexor fibularis. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 3 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 . .	

Triceps surae kommt. Dieser Triceps surae inseriert mit seiner Sehne, der Achillessehne, an der Hinterseite des Tuber calcanei. Dort wird seine Insertionsstelle von der darüber hinweglaufenden Sehne des Plantaris bedeckt.

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum fibulae. Er vereinigt sich mit dem medialen und lateralen Gastrocnemius und bildet mit diesen beiden den Triceps surae. Die gemeinsame Sehne, die Achillessehne, inseriert an der Hinterseite des Tuber calcanei, wo die Insertionsstelle von der darüber hinweglaufenden Sehne des Plantaris bedeckt wird.

δ) Der Plantaris

ist verschieden stark entwickelt. Bei *Nyeticebus* scheint er nach Mivart und Murie (1865) zu fehlen. Er entspringt vom lateralen Epicondylus femoris, mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam. Es kann außerdem aber auch noch ein zweiter, vom medialen Epicondylus entspringender Ursprungskopf bestehen.

Die Sehne des Plantaris wird von dem Triceps surae bedeckt, kommt dann aber an der medialen Seite desselben zum Vorschein, deckt die Insertionsstelle des Triceps surae am Calcaneus zu und verläuft in die Planta, wo sie in die stärker oder schwächer entwickelte Plantaraponeurose übergeht. Von der Unterseite der Aponeurose entspringt der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis oder wenigstens ein Teil desselben.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt regelmäßig von der Unter- d. h. Dorsalseite der Plantaraponeurose, bekommt aber zuweilen auch Ursprungsfasern vom Calcaneus. Ein Fehlen des oberflächlichen Kopfes habe ich bei den von mir untersuchten Tieren nicht beobachtet. Er scheint aber, wie aus Literaturangaben zu entnehmen ist, zuweilen zu fehlen. In der Regel ist der oberflächliche Kopf schwächer entwickelt als der tiefe und geht in eine, höchstens zwei perforierte Sehnen über. Wenn nur eine vorhanden ist, so versorgt diese die 2. Zehe. Wenn zwei ausgebildet sind, dann geht die mediale dieser beiden zur 2. Zehe, die laterale entweder allein zur 3. Zehe, oder aber sie vereinigt sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne der 3. Zehe. In diesem Fall besteht eine Verbindungsbrücke zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf.

Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis ist in der Regel stärker entwickelt als der oberflächliche Kopf.

Er entspringt in der Planta von der Sehne des Flexor tibialis und bildet zwei bis drei perforierte Sehnen, die zu den lateralen Zehen verlaufen. Die mediale dritte dieser drei Sehnen kann selbständig die 3. Zehe versorgen, sie kann sich aber auch mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes vereinigen und mit dieser gemeinsam die perforierte Sehne für die 3. Zehe bilden. Fälle, in welchen der oberflächliche Kopf mehr als zwei und der tiefe weniger als zwei Sehnen abgibt, habe ich bei den Prosimiae nicht beobachtet.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Condylus femoris, kann aber auch tiefer, vom Ligamentum genu collaterale fibulare und dem lateralen Meniscus entspringen. Er inseriert wie gewöhnlich an der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der Tibia und Membrana interossea. Es kommt aber auch ein Ursprungskopf vom medialen Epicondylus femoris vor. Von den drei bei den übrigen Tiergruppen angegebenen Insertionstypen ist bei den Prosimiae nur eine, nämlich die Vereinigung der Sehnen des Flexor tibialis und Flexor fibularis, zu beobachten.

Die Überkreuzung der Sehnen und Verteilung der Sehnenfasern ist ähnlich wie bei *Homo*. Zur 5. Zehe habe ich, ebenso wie bei *Homo* angegeben wird (Gegenbaur, 1899), keine vom Flexor fibularis herstammenden Sehnenfasern beobachtet. Es werden aber solche von Oudemanns (1888) und Zuckerkandl (1900) angegeben. Die 1. Zehe wird, wie bei *Homo*, vorwiegend vom Flexor fibularis versorgt.

Ein Unterschied zwischen *Homo* und den Prosimiae besteht aber in der Versorgung der drei Mittelzehen. Bei *Homo* wird angegeben, daß die 4. Zehe selten eine Sehne vom Flexor fibularis bekommt. Dieser zeigt vielmehr eine Vorliebe für die 3., noch mehr die 2. Zehe.

Bei den Prosimiae ist die Verteilung der Sehnenfasern zu den Mittelzehen sehr wechselnd. Jedenfalls ist eine Vorliebe des Flexor fibularis für die medialen, des Flexor tibialis für die lateralen Zehen nicht ausgesprochen.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt im allgemeinen von der Fibula und Membrana interossea, kann aber auch Ursprungsfasern vom Ligamentum genu collaterale fibulare und dem fibularen Meniscus bekommen. Seine Sehne vereinigt sich mit der des Flexor tibialis. Näheres siehe unter »Flexor tibialis«.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

siehe unter »oberflächlicher Kopf des Flexor digitorum brevis.«

ε) Der Tibialis posticus

wie bei den Edentaten, Insectivoren usw.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt in der Regel.

η) Die Lumbricales

sind einfach oder verdoppelt.

6. Vergleichend anatomische Bemerkungen.

Ein Vergleich der bei den Prosimiae gewonnenen Befunde mit den bei den Monotremen, Marsupialia, Insectivora und Edentata erhaltenen ergibt vor allem, daß die Muskeln der einzelnen Tierfamilien untereinander bei den Prosimiae mehr Gleichförmigkeit und Konstanz zeigen, als es bei den andern Ordnungen der Fall ist.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) und β) Der mediale und der laterale Gastrocnemius.

Diese beiden Muskeln zeigen in bezug auf Ursprung und Insertion etwa dieselben Verhältnisse wie bei den Insectivora und Edentata, d. h. der Ursprung ist auch für den lateralen Gastrocnemius rein femoral. Die beiden Sehnen vereinigen sich jedoch bei den Prosimiae ausnahmslos und inserieren wie gewöhnlich am Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

ist, wie bei den Edentata und Insectivora, kräftig entwickelt. Während aber bei den Edentata der Anschluß an die Sehne der Gastrocnemii seltener ist, ist er bei den Prosimiae, ebenso wie bei den Insectivora, die Regel. Bei den Monotremen und Marsupialia ist der Muskel gar nicht oder nur in seinen ersten Anfängen vorhanden.

δ) Der Plantaris

zeigt bei den Prosimiae ähnliche Verhältnisse, wie sie bei den Marsupialia häufig vorkommen. Die Sehne setzt sich nämlich in die Plan-

taraponeurose, die bei den Marsupialia allerdings mehr den Charakter einer Fascie hat, fort. Von der Unterseite entspringt hier wie dort der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis oder wenigstens ein Teil desselben.

Diese Verhältnisse, die bei den Marsupialia aber nur in zahlreichen Fällen vorkommen, sind bei den Prosimiae die Regel.

Alle andern Insertionsarten des Plantaris (siehe auch unter Edentata, »Vergleichend anatomische Bemerkungen«) sind bei den Prosimiae nicht vertreten.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

erinnert ebenfalls an bei Marsupialia vorkommende Verhältnisse, d. h. er entspringt von der Unterseite der Plantarfascie. Es sind aber auch Fasern vom Calcaneus beobachtet. Bei den Insectivora geht der Muskel in dem einen Fall, in dem er zu beobachten war, unmittelbar aus der Sehne des Plantaris hervor, bei den Edentata sah ich ihn bei einem Exemplar direkt vom Calcaneus entspringen. Im allgemeinen fehlt er den Edentata und Insectivora zumeist.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. Bei *Stenops tardigradus* fällt der Ursprung vom Ligamentum genu collaterale fibulare auf. Dieser Ursprung erinnert sehr stark an bei den Marsupialia vorkommende Verhältnisse.

β) und γ) Der Flexor tibialis und fibularis

zeigen ein Verhalten, wie es vereinzelt bei den Marsupialia, aber auch bei den Insectivora anzutreffen ist. Der Flexor tibialis tritt nämlich mit dem Flexor fibularis in Verbindung.

Während aber bei diesen Tieren eine Vereinigung der ganzen Sehnen erfolgt und dann erst eine Aufteilung in Teilsehnen, ist dies bei den Prosimiae umgekehrt der Fall.

Bei den Edentata habe ich eine Vereinigung der beiden Muskeln nur bei *Bradypus* vorgefunden. Das Tier hat aber so starke sekundäre Umwandlungen seiner Extremität erfahren, daß die Bestimmung der Muskeln nicht mit unbedingter Sicherheit erfolgen konnte.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

schließt sich in seinem Verhalten am engsten an die bei den Marsupialia bestehenden Verhältnisse an. Er entspringt bei den Pro-

simiae aber fast nur von der oberflächlich liegenden Sehne des Flexor tibialis, während er bei den Marsupialia von den beiden vereinigten Sehnen des Flexor tibialis und fibularis, bzw. nur von der Sehne des Flexor fibularis, wenn eine Vereinigung der Sehnen dieser beiden Muskeln nicht besteht, herkommt. Mit dem oberflächlichen Kopf kann der Muskel, ebenso wie bei den Marsupialia, in Verbindung treten, er kann aber auch selbständig für sich inserieren.

ε) Der Tibialis posticus

zeigt dasselbe Verhalten wie bei den vorher beschriebenen Tierordnungen.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt ebenso wie bei den Marsupialia in der Regel. Bei den Insectivora und Edentata ist der Muskel zwar nicht immer, aber häufig vorhanden. Bei den beiden Monotremen ist er kräftig entwickelt.

η) Lumbricales.

Eine Verdoppelung kommt ebenso wie bei den Marsupialia und Edentata zuweilen vor. Bei den Insectivora sind die Lumbricales im allgemeinen spärlich und schwach entwickelt.

V. Simiae.

1. Hapale penicillatus. (Taf. IV, Fig. 12.)

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus, Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. Er verbindet sich in der Mitte des Unterschenkels mit dem lateralen Gastrocnemius zu einer gemeinsamen Sehne, an deren Vorderseite bis zum Calcaneus herab der Soleus inseriert, so daß es zur Ausbildung eines Triceps surae kommt.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt mit dem Plantaris gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Er verbindet sich in der Mitte des Unterschenkels mit dem medialen Gastrocnemius zu einer gemeinsamen Sehne, an deren

Vorderseite bis zum Calcaneus herab der Soleus inseriert, so daß es zur Ausbildung eines Triceps surae kommt.

γ) Der Soleus

entspringt mit kurzer Sehne vom Fibulaköpfchen und inseriert an der Vorderseite der gemeinsamen Sehne der Gastrocnemii bis nahe an den Calcaneus herab.

δ) Der Plantaris

entspringt mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris. Oberhalb der Vereinigungsstelle der beiden Gastrocnemii wird er sehnig. Die Sehne verläuft erst unter dem Triceps surae, tritt dann an die mediale Seite, endlich über dem Tuber calcanei auf die Achillessehne. In der Planta verbreitet sie sich zur Aponeurose, wobei aber ein Teil der Sehnenfasern direkt in Muskelfasern, den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis, übergeht.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt nicht von der Unterseite der Plantaraponeurose, sondern geht aus einzelnen Sehnenfasern derselben unmittelbar hervor. Der Muskel geht in zwei zarte Sehnen über, von denen eine die perforierte Sehne der 2. Zehe bildet, während die andre sich mit der Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die 3. Zehe vereinigt.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die tiefe, unterhalb des N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Condylus femoris und zwar von der lateralen Knorpelfläche desselben. Er inseriert mit divergierenden Fasern an dem oberen Viertel der hinteren Tibiafläche und der medialen Tibiakante.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der hinteren Tibiafläche und der Membrana interossea. Er deckt den Tibialis posticus zum Teil zu. In der Planta kreuzt seine Sehne die des Flexor fibularis und verwächst mit ihr

vor der Teilung in Einzelsehnen. Er gibt perforierte Sehnen zur 1., 2., 4. und 5. Zehe ab. Die vierte versorgt er mit dem Flexor fibularis gemeinsam.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der Fibula und der Membrana interossea. Er ist ungefähr gleich stark, eher schwächer als der Flexor tibialis. In der Planta wird er von der Sehne des Flexor tibialis, mit der er verwächst, zugedeckt. Seine Sehne teilt sich ihrerseits in zwei perforierende Sehnen für die dritte und die vierte Zehe. Letztere verbindet sich mit einigen Fasern des Flexor tibialis. Der Hallux wird also ausschließlich vom Flexor tibialis versorgt.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt hauptsächlich vom Flexor tibialis, aber auch mit einigen Fasern von der, zwischen den Teilsehnen des Flexor tibialis hervorkommenden Partie der Sehne des Flexor fibularis. Er bildet die perforierten Sehnen für die fünfte und vierte Zehe. Eine weitere Sehne vereinigt sich mit einer der Sehnen des oberflächlichen Kopfes und bildet mit dieser gemeinsam die perforierte Sehne für die dritte Zehe. Zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf besteht auf diese Weise eine Verbindung.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei den Prosimiae.

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt von der lateralen Seite des Calcaneus-Körpers und inseriert an der Sehne des Flexor fibularis.

η) Die Lumbricales.

Es sind deren vier vorhanden. Sie entspringen wie bei den Prosimiae und inserieren an den tibialen Seiten der Zehen.

B. Innervation.

Vom N. tibialis geht oberhalb des Kniegelenks ein Ast ab, der den medialen, den lateralen Gastrocnemius, Soleus und Plantaris versorgt.

Ein zweiter Ast geht zu den übrigen Muskeln.

Oberhalb des Calcaneus erfolgt die Teilung in den N. plantaris lateralis und N. plantaris medialis.

Der N. plantaris lateralis versorgt den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis und den Quadratus plantae, der N. plantaris medialis

den oberflächlichen Kopf, gibt aber auch ein Ästchen ab, das sich mit einem Ästchen des N. plantaris lateralis vereinigt und mit diesem gemeinsam den tiefen Kopf versorgt.

2. Ateles variegatus.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird vertreten durch den medialen Gastrocnemius, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris und vereinigt sich in der Mitte des Unterschenkels mit der Sehne des lateralen Gastrocnemius. Nach kurzem Verlauf gesellt sich zu dieser Muskelmasse noch der Soleus. Der so entstandene Triceps surae inseriert fleischig am Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris und vereinigt sich in der Mitte des Unterschenkels mit der Sehne des medialen Gastrocnemius. Nach kurzem Verlauf gesellt sich zu dieser Muskelmasse noch der Soleus. Der auf diese Weise entstandene Triceps surae inseriert fleischig am Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

entspringt von dem proximalen Drittel der Fibula. Er vereinigt sich mit der Muskelmasse der beiden Gastrocnemii und inseriert mit diesen gemeinsam als Triceps surae am Tuber calcanei.

δ) Der Plantaris

fehlt.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt vom Calcaneus. Seine Muskelmasse geht in drei Sehnen über. Die medialen zwei werden perforiert und inserieren an den Mittelphalangen der zweiten und dritten Zehe; die laterale vereinigt sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes und bildet mit dieser die perforierte Sehne für die vierte Zehe.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor

fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt mit kurzer Sehne aus einer Cavität der lateralen Knorpelfläche des lateralen Condylus femoris. Er breitet sich fächerförmig aus und inseriert am obern Fünftel der medialen Tibiakante.

β) Der Flexor tibialis

entspringt etwa vom zweiten Fünftel des Tibiaschaftes, distal vom unteren Rande des Popliteus. Am Malleolus geht der Muskel in eine Sehne über, welche die Sehne des Flexor fibularis zudeckt und kreuzt, um sich in der Planta in vier Sehnen zu teilen, welche in Beziehung zu den Sehnen des Flexor fibularis treten. Die drei medialen verbinden sich mit je einer Sehne des Flexor fibularis zur Halluxsehne und den zwei perforierenden Sehnen für die zweite und vierte Zehe, während die laterale Sehne des Flexor tibialis selbständig die fünfte Zehe versorgt. Alle diese Sehnen inserieren wie üblich an den Endphalangen der Zehen.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der ganzen Hinterseite der Fibula, ferner von der Membrana interossea und der Tibia.

Seine Sehne verläuft am Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis, von der sie in der Planta bedeckt wird. Dort erfolgt eine Teilung in vier Sehnen. Drei derselben vereinigen sich mit Sehnen des Flexor tibialis, um die Halluxsehne sowie die perforierenden, an den Mittelphalangen inserierenden Sehnen für die zweite und vierte Zehe zu bilden. Die vierte versorgt selbständig die dritte Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Plantarseite der Sehne des Flexor tibialis, vor der Teilung in die Einzelsehnen. Der Muskel zerfällt in zwei Bündel. Die Sehne des einen vereinigt sich mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes und bildet mit ihr die perforierte Sehne für die vierte Zehe. Die Sehne des zweiten bildet die perforierte Sehne für die fünfte Zehe. Auf diese Weise kommt eine Verbindung zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf des Flexor digitorum brevis zustande.

ε) Der Tibialis posticus

liegt hauptsächlich der Membrana interossea auf. Er entspringt von dieser, sowie von den einander zugekehrten Flächen der Tibia und

Fibula. Die Sehne verläuft am medialen Malleolus in eine Rinne desselben vor der Sehne des Flexor tibialis und verhält sich im übrigen wie bei den Prosimiae.

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt von der Unterseite des Calcaneus und inseriert an der lateralen Seite der Sehne des Flexor tibialis, vorwiegend an der Sehne für die fünfte Zehe.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Sie entspringen aus den Winkeln, welche von den perforierenden Sehnen gebildet werden und inserieren an den tibialen Seiten der lateralen vier Zehen.

B. Innervation.

Diese verhält sich ähnlich wie bei *Hapale penicillatus*.

3. Ateles ater.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen, den lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis. Alle diese Muskeln verhalten sich ebenso wie bei *Ateles variegatus*.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

verhält sich wie bei *Ateles variegatus*.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der Hinterfläche des Tibiaschaftes. Die Sehne verläuft in der Planta über die des Flexor fibularis hinweg, der von ihr gekreuzt und zugedeckt wird. Eine vollständige Verschmelzung beider Sehnen erfolgt jedoch nicht. Der Flexor tibialis bildet nur zwei Sehnen, deren eine sich mit einer Sehne des Flexor fibularis zur perforierenden Sehne für die vierte Zehe vereinigt, während die zweite selbständig die perforierende Sehne für die fünfte Zehe bildet.

γ) Der Flexor fibularis

teilt sich in der Planta in vier Sehnen. Die medialen drei verlaufen zum Hallux und bilden ferner die perforierenden Sehnen für die zweite und dritte Zehe, eine vierte verbindet sich mit einer Sehne des Flexor tibialis zur perforierenden Sehne für die vierte Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt mit einem winzigen Bündel in der Planta von der Sehne des Flexor fibularis, mit zwei größeren Einzelbündeln vom Flexor tibialis. Das vom Flexor fibularis kommende vereinigt sich mit einem der zwei letzteren und tritt sodann mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes in Verbindung, um die perforierte Sehne für die vierte Zehe zu bilden. Das zweite vom Flexor tibialis kommende Bündel bildet die perforierte Sehne für die fünfte Zehe.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei den Prosimiae.

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt vom Calcaneus und inseriert an der Sehne des Flexor tibialis.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Ursprung und Insertion wie bei *Hapale penicillatus* und *Ateles variegatus*.

B. Innervation

ähnlich wie bei *Hapale penicillatus*.

4. Cebus monachus.

Cebus monachus zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse wie *Ateles variegatus*.

Etwas abweichend sind jedoch die Insertionsverhältnisse der perforierten und perforierenden Muskeln.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis ist schwächer als bei *Ateles variegatus* und tritt in keine Verbindung mit dem tiefen Kopf, sondern gibt nur die perforierte Sehne für die zweite Zehe ab.

Der tiefe Kopf, der vom Flexor tibialis entspringt, hat hingegen drei Sehnen, welche perforiert werden und an den Mittelphalangen der dritten, vierten und fünften Zehe inserieren.

Der Flexor tibialis teilt sich in zwei Sehnen. Eine dünne vereinigt sich mit einer stärkeren, vom Flexor fibularis kommenden

Sehne zur Halluxsehne, eine zweite bildet die perforierende Sehne für die fünfte Zehe, welche nur vom Flexor tibialis versorgt wird.

Der Flexor fibularis hat vier Sehnen. Eine derselben vereinigt sich mit einer feinen Sehne des Flexor tibialis zur Halluxsehne, die übrigen drei bilden die perforierenden Sehnen für die zweite, dritte und vierte Zehe. Letztere drei Zehen werden also nur vom Flexor fibularis versorgt.

5. Cynocephalus doguera.

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Epicondylus femoris. Seine Muskelmasse vereinigt sich am obern Fünftel des Unterschenkels mit der des lateralen.

In der Mitte des Unterschenkels nehmen beide noch den Soleus auf. Die gemeinsame Sehne inseriert als Achillessehne am Tuber calcanei. Ein Teil der Sehnen geht in die Sehne des Plantaris über.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Epicondylus femoris. Die Muskelmasse vereinigt sich am obern Fünftel des Unterschenkels mit der medialen.

In der Mitte des Unterschenkels nehmen beide noch den Soleus auf und inserieren gemeinsam als Achillessehne am Tuber calcanei, wobei ein Teil der Sehnen in die Sehne des Plantaris übergeht.

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum der Fibula. Etwa in der Mitte des Unterschenkels inseriert er an der gemeinsamen Sehne der Gastrocnemii bis nahe an den Calcaneus heran.

δ) Der Plantaris

ist mäßig stark entwickelt. Er wird vom lateralen Gastrocnemius fast vollständig bedeckt und entspringt mit diesem vom lateralen Epicondylus femoris. Die Sehne wird von der Sehne der beiden Gastrocnemii bedeckt, tritt aber proximal von der Insertionsstelle des Soleus an deren mediale Seite und verläuft in derselben Ebene

mit jener bis an das Tuber. Hier vereinigt sich ein Teil der Sehnenfasern der beiden Gastrocnemii mit der Plantarissehne und verläuft als gemeinsame Sehne in die Planta, wo aus ihr die Plantaraponeurose hervorgeht.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose. Er bildet nur eine Sehne, welche mit der tiefen Sehne in keinerlei Verbindung tritt. Sie geht als perforierte Sehne der zweiten Zehe an deren Mittelphalanx.

(Am linken Fuß hatte der oberflächliche Kopf außerdem eine zweite Sehne, die sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die dritte Zehe verband.)

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt von der lateralen Seite des lateralen Condylus femoris. Er breitet sich fächerförmig aus und inseriert am oberen Fünftel der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

deckt den Tibialis posticus fast vollständig zu und entspringt von der Hinterseite der Tibia bis zum distalen Viertel derselben. Seine Sehne kreuzt die des Tibialis posticus, indem sie hinter dieselbe tritt und so in die Planta verläuft.

Hier kreuzt sie auch noch die Sehne des Flexor fibularis und deckt sie an einer Stelle vollständig zu.

In der Planta erfolgt die Teilung in vier Einzelsehnen, deren eine sich mit einer Sehne des Flexor fibularis zur Halluxsehne vereinigt, während eine zweite selbständig die zweite Zehe versorgt. Eine dritte, nur aus wenigen Fasern bestehende, geht mit einer bedeutend stärkeren Sehne des Flexor fibularis zur vierten Zehe. Eine vierte versorgt selbständig die fünfte Zehe.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der ganzen Hinterseite der Fibula, sowie mit einigen Fasern von der Membrana interossea.

Die Sehne verläuft am medialen Malleolus hinter der Sehne des Flexor tibialis, wird in der Planta von ihr bedeckt und teilt sich hier in drei Sehnen. Die eine verläuft zusammen mit wenigen Fasern des Flexor tibialis zum Hallux. Eine zweite versorgt die dritte, eine dritte mit wenigen Fasern des Flexor tibialis die vierte Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt hauptsächlich vom Flexor tibialis, kommt aber mit seinen Muskelfasern auch zwischen den Sehnen des Flexor tibialis aus der Tiefe von der Sehne des Flexor fibularis. Er geht in drei Sehnen über, welche die perforierten Sehnen für die dritte, vierte und fünfte Zehe bilden. Mit dem oberflächlichen Kopf tritt er in keine Verbindung.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei den Prosimiae.

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt, zum Teil sehnig, vom Calcaneus und inseriert an der Sehne des Flexor tibialis, besonders an dem für die fünfte Zehe bestimmten Teil.

η) Die Lumbricales.

Es sind deren vier vorhanden. Ursprung und Insertion verhalten sich wie bei *Hapale penicillatus*.

6. Cynocephalus hamadryas.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) u. *β*) Der mediale und laterale Gastrocnemius

verhalten sich wie bei *Cynocephalus doguera*.

γ) Der Soleus

entspringt wie bei *Cynocephalus doguera*. Die Vereinigung mit den beiden Gastrocnemii erfolgt aber erst knapp am Calcaneus.

δ) Der Plantaris

ist am Ursprunge mit dem lateralen Gastrocnemius innig verwachsen. Sonst wie bei *Cynocephalus doguera*.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose. Ein Teil des

Muskels geht in die perforierte Sehne für die zweite Zehe über, ein zweiter Teil verbindet sich mit dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus, den Quadratus plantae und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

verhält sich wie bei *Cynocephalus doguera.*

β) Der Flexor tibialis

kreuzt in der Planta die Sehne des Flexor fibularis und geht in vier Sehnen über. Eine, aus wenigen Fasern bestehende, versorgt gemeinsam mit einer Sehne des Flexor fibularis den Hallux. Eine zweite verläuft zur zweiten Zehe, eine dritte gemeinsam mit einer Sehne des Flexor fibularis zur dritten Zehe. Eine vierte versorgt selbständig die fünfte Zehe.

γ) Der Flexor fibularis

hat drei Sehnen. Eine derselben verläuft mit wenigen Fasern des Flexor fibularis zum Hallux, eine zweite verbindet sich mit wenigen Fasern des Flexor tibialis zur Sehne für die dritte Zehe, eine dritte versorgt selbständig die vierte Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt wie bei *Cynocephalus doguera* von der Sehne des Flexor tibialis und des Flexor fibularis. Der Muskel geht in drei Sehnen zur dritten, vierten und fünften Zehe über. Eine Muskelportion des oberflächlichen verbindet sich mit dem tiefen Kopf.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei *Cynocephalus doguera.*

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt vom Calcaneus und inseriert an der Sehne des Flexor tibialis, besonders an der für die fünfte Zehe bestimmten Sehne.

η) Die Lumbricales

verhalten sich wie bei *Cynocephalus doguera.*

7. Cercopithecus petaurista.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α) β) u. γ) Die beiden Gastrocnemii und der Soleus

zeigen im wesentlichen dasselbe Verhalten wie bei *Cynocephalus doguera.*

δ) Der Plantaris.

Die Sehne des Plantaris inseriert zum Teil am Calcaneus, zum Teil geht sie in die Plantaraponeurose über.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose und bildet die perforierte Sehne für die zweite Zehe. Eine Verbindung mit dem tiefen Kopf besteht nicht.

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

verhält sich wie bei *Cynocephalus doguera.*

β) Der Flexor tibialis

deckt und kreuzt wie bei *Cynocephalus doguera* die Sehne des Flexor fibularis. Einzelne seiner Sehnen verwachsen mit Sehnen des Flexor fibularis. Selbständig versorgt der Flexor tibialis die zweite und fünfte Zehe. Außerdem gibt er eine feine Sehne zur Halluxsehne, sowie eine weitere Sehne ab, die sich mit der für die vierte Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis vereinigt.

γ) Der Flexor fibularis

hat drei Sehnen. Eine derselben verbindet sich mit einer feinen Sehne des Flexor tibialis zur Halluxsehne, eine zweite versorgt selbständig die dritte Zehe, während eine dritte mit einer Sehne des Flexor tibialis gemeinsam zur vierten Zehe verläuft.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt hauptsächlich von der Sehne des Flexor tibialis, mit wenigen Fasern nur von der des Flexor fibularis. Der Muskel geht in drei Sehnen über, welche die perforierten Sehnen für die dritte, vierte und fünfte Zehe bilden. Er tritt in keine Verbindung mit dem oberflächlichen Kopf.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei *Cynocephalus doguera.*

ζ) Der Quadratus plantae

entspringt vom Calcaneus und inseriert an der Sehne des Flexor tibialis.

η) Die Lumbricales

entspringen aus den Winkeln, welche von den perforierenden Sehnen gebildet werden, gleichgültig, ob diese dem Flexor tibialis oder dem

Flexor fibularis angehören. Die Insertion erfolgt wie gewöhnlich an den tibialen Seiten der Zehen.

8. Macacus sinicus.

Das Verhalten der oberflächlichen und tiefen Muskelgruppe ist mit geringfügigen Unterschieden dasselbe wie bei *Cercopithecus petaurista*.

9. Hylobates variegatus. (Taf. IV, Fig. 13.)

A. Muskeln.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt oberhalb des medialen Condylus femoris. Am oberen Drittel des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem lateralen Gastrocnemius, in der Mitte außerdem mit dem Soleus. Die Insertion des so entstandenen Triceps surae erfolgt am Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt oberhalb des lateralen Condylus vom Femur. Am oberen Drittel des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem medialen Gastrocnemius, in der Mitte außerdem mit dem Soleus. Insertion siehe unter »Der mediale Gastrocnemius«.

γ) Der Soleus

entspringt mit langer, breiter Sehne von der hintern und lateralen Fläche des Capitulum fibulae. Er vereinigt sich in der Mitte des Unterschenkels mit den beiden Gastrocnemii. Insertion siehe unter »Der mediale Gastrocnemius«.

δ) Der Plantaris

fehlt.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt gemeinsam mit dem Abductor der Großzehe vom Calcaneus und der Unterseite der Plantaraponeurose. Der Muskel geht in eine schlanke Sehne über, welche die perforierte Sehne der zweiten Zehe bildet. Mit dem tiefen Kopf besteht keinerlei Verbindung.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den

Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt vom lateralen Condylus femoris und mit einigen Fasern von der Kniegelenkskapsel. Seine Fasern breiten sich fächerförmig aus und inserieren am oberen Fünftel der medialen Tibiakante sowie an der hinteren Tibiafläche.

β) Der Flexor tibialis

deckt den Tibialis posticus vollständig zu. Er entspringt von der Hinterseite der Tibia und zwar vom distalen Rande des Popliteus abwärts bis zum untern Viertel der Tibia, sowie mit einzelnen Fasern von der Membrana interossea. Die Sehne verläuft am medialen Malleolus hinter der Sehne des Tibialis posticus. In der Planta kreuzt und deckt sie die Sehne des Flexor fibularis und teilt sich dort in drei Sehnen. Zwei davon vereinigen sich mit Sehnen des Flexor fibularis und zwar verbindet sich eine derselben mit einer Sehne des Flexor fibularis zur Halluxsehne, während eine zweite, schwächere mit der zweiten Sehne des Flexor fibularis die perforierende Sehne für die zweite Zehe bildet. Eine dritte Sehne versorgt selbständig die fünfte Zehe.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der ganzen Hinterseite der Fibula und von der Membrana interossea. Außerdem bekommt er einige Fasern vom Septum interosseum, das zwischen der Flexoren- und der Peroneus-Muskulatur liegt. Die kräftige Sehne verläuft in der Planta lateral von der Sehne des Flexor tibialis, wird aber dann von jener gekreuzt und teilt sich in vier Sehnen, von welchen sich die erste mit Sehnenfasern des Flexor tibialis zur Halluxsehne, eine zweite mit einer Sehne des Flexor tibialis zur perforierenden Sehne der zweiten Zehe verbindet. Die zwei andern Sehnen versorgen selbständig die dritte und vierte Zehe.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt ausschließlich von der Sehne des Flexor tibialis. Er geht in drei Muskelbündel über, welche die perforierenden Sehnen für die dritte, vierte und fünfte Zehe bilden. Mit dem oberflächlichen Kopf besteht keine Verbindung.

ε) Der Tibialis posticus

ist sehr schwach und wird vom Flexor tibialis bedeckt. Er ent-

springt von der lateralen Tibiafläche und der Membrana interossea. Die feine Sehne inseriert am Naviculare, der Basis des Metatarsale III und am Cuneiforme II und III.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Insertion wie bei *Cynocephalus doguera*.

B. Innervation.

Das Verhalten der Sehnen des Fl. tib. und fib. bei den verschiedenen *Hylobates*-Arten läßt sich durch Zusammenstellung meiner Befunde bei *H. variegatus* mit den Befunden Kohlbrügges (1890) bei *H. syndactylus*, *agilis* und *leuciscus* zeigen:

Tier	Flexor tibialis	Flexor fibularis	Zusammenstellung der Zehenversorgung
Hylobates syndactylus (Kohlbrügge)	hat 2 Sehnen, eine mit einer Sehne des Flex. fibularis zur 2., die and. zur 5. Zehe verlaufend.	hat 4 Sehnen, eine zum Hallux die and. m. einer Sehne des Flexor tibialis zur 2. Zehe die dritte zur 3. die vierte zur 4. Zehe verlaufend.	Fl. tib.: . 2 . . 5 Fl. fib.: 1 2 3 4 .
Hylobates agilis (Kohlbrügge)	wie *Syndactylus*	wie *Syndactylus*	wie *Syndactylus*
Hylobates leuciscus (Kohlbrügge)	hat 2 Sehnen, eine mit einer Sehne des Flexor fibularis zum Hallux, die andre zur 5. Zehe verlaufend.	hat 4 Sehnen, eine mit einer Sehne des Flexor tibialis zum Hallux, die andre zur 2. die dritte zur 3. die vierte zur 4. Zehe verlaufend.	Fl. tib.: 1 . . . 5 Fl. fib.: 1 2 3 4 .
Hylobates variegatus.	hat 3 Sehnen, eine mit einer Sehne des Flexor fibularis zum Hallux, die andre mit einer Sehne des Flex. fibularis zur 2. die dritte zur 5. Zehe verlaufend.	hat 4 Sehnen, eine mit einer Sehne des Flexor tibialis zum Hallux, die and. m. ein. Sehne des Flexor tibialis zur 2. die dritte zur 3. die vierte zur 4. Zehe verlaufend.	Fl. tib.: 1 2 . . 5 Fl. fib.: 1 2 3 4 .

Das Verhalten der Sehnen des Flexor tibialis und fibularis ist also, wie das die Tabelle veranschaulicht, variabel.

Das Konstante ist hier die ausschließliche Versorgung der fünften Zehe durch den Flexor tibialis, sowie die ausschließliche Versorgung der dritten und vierten Zehe durch den Flexor fibularis. — Auffallend ist die von KOHLBRÜGGE beobachtete Kuriosität, daß *Hylobates leuciscus* rechts zum Hallux keine Sehne (weder vom Flexor tibialis noch fibularis) bekommt, dafür aber ein Sehnenstrang des Tibialis posticus, der jedoch nach KOHLBRÜGGE keine Beugung auszulösen imstande wäre, dorthin zieht. —

Ebenso variabel wie das Verhalten von Flexor tibialis und fibularis ist bei den verschiedenen *Hylobates*-Arten das des Flexor digitorum brevis. (KOHLBRÜGGE faßt nur den vom Calcaneus entspringenden Kopf als Flexor digitorum brevis auf und betrachtet den vom Flexor tibialis entspringenden tiefen Kopf als zum Flexor tibialis gehörig.) Diese Variabilität des Flexor digitorum brevis zeigt sich in folgender Zusammenstellung:

Tier	Oberflächlicher Kopf	Tiefer Kopf
Hylobates syndactylus. (KOHLBRÜGGE)	entspringt vom Calcaneus. Inseriert an der 2. Zehe.	entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Inseriert an der 3., 4. und 5. Zehe.
Hylobates agilis. (KOHLBRÜGGE)	wie *Syndactylus.*	entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Inseriert an der 3. und 4. Zehe. Die 5. bekommt keine Sehne.
Hylobates leuciscus. (KOHLBRÜGGE)	entspringt von der Plantarfascie. Die Sehne verbindet sich mit einer des tiefen Kopfes und inseriert mit jener an der 2. Zehe.	entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Eine Sehne inseriert mit einer Sehne des oberfl. Kopfes an der 2. Zehe. Zwei weitere inserieren an der 3. und 4. Zehe. Die 5. Zehe bekommt keine Sehne.
Hylobates variegatus	entspringt vom Calcaneus und von der Unterseite der Plantarfascie. Inseriert an der 2. Zehe.	entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Inseriert an der 3., 4. und 5. Zehe.

In allen vier Fällen ist also der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis stärker als der oberflächliche und versorgt vorwiegend die lateralen drei Zehen. Zur fünften Zehe scheint die perforierte Sehne zuweilen zu fehlen. Eine Verbindung der beiden Köpfe des Flexor digitorum brevis besteht bei dem Genus *Hylobates* im allgemeinen also selten; sie ist aber von KOHLBRÜGGE bei *Hylobates leuciscus* beobachtet worden.

10. Simia satyrus.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Condylus femoris. Am oberen Viertel des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem lateralen Gastrocnemius und in der Mitte des Unterschenkels auch noch mit dem Soleus. Alle drei inserieren mit gemeinsamer Sehne am Tuber calcanei.

β) Der laterale Gastrocnemius

ist etwas schwächer als der mediale. Er entspringt vom lateralen Condylus femoris. Am oberen Viertel des Unterschenkels vereinigt er sich mit dem medialen Gastrocnemius, in der Mitte des Unterschenkels außerdem mit dem Soleus. Alle drei inserieren mit gemeinsamer Sehne am Tuber calcanei.

γ) Der Soleus

ist schwach entwickelt. Er entspringt wie gewöhnlich vom Capitulum der Fibula und vereinigt sich mit den beiden Gastrocnemii. Alle drei inserieren mit gemeinsamer Sehne am Tuber calcanei.

δ) Der Plantaris

fehlt.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt vom Calcaneus und der Plantaraponeurose und geht in drei Sehnen über. Zwei derselben bilden die perforierten Sehnen für die zweite und dritte Zehe. Die dritte vereinigt sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die vierte Zehe.

b) Tiefe Muskelgruppe.

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

ist recht kräftig entwickelt. Er entspringt von der lateralen Seite des lateralen Condylus femoris und inseriert am obern Viertel der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der Tibia. Er deckt den Tibialis posticus zu und bleibt bis in die Planta muskulös. Dort kreuzt seine Sehne die des Flexor fibularis und deckt sie zu. Es erfolgt jedoch keine Verbindung mit den Sehnen des Flexor fibularis. Vielmehr versorgt der Flexor tibialis selbständig die zweite und fünfte Zehe mit perforierenden Sehnen, während der Flexor fibularis die übrigen Zehen, mit Ausnahme des Hallux, versorgt.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt von der Fibula. Seine Sehne tritt jedoch in keine Verbindung mit den Sehnen des Flexor tibialis. Sie bleibt isoliert und teilt sich in die zwei perforierenden Sehnen für die dritte und vierte Zehe. Der Hallux bekommt keine Sehne. Es inseriert an der ersten Zehe also nur der Peroneus longus.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Sehne des Flexor tibialis und geht in zwei Sehnen über. Eine derselben bildet die perforierte Sehne für die fünfte, eine zweite verbindet sich mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes zur perforierten Sehne für die vierte Zehe.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie gewöhnlich.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Sie entspringen von den perforierenden Sehnen und inserieren an den tibialen Seiten der Zehen. Der für die zweite und fünfte Zehe bestimmte entspringt von den entsprechenden Sehnen des Flexor tibialis, der der vierten Zehe zukommende von der entsprechenden Sehne des Flexor fibularis.

Der für die dritte Zehe bestimmte Lumbricalis entspringt von der zur zweiten Zehe verlaufenden Sehne des Flexor tibialis sowie der zur dritten Zehe verlaufenden Sehne des Flexor fibularis. Durch den zuletzt beschriebenen Lumbricalis wird trotz der fehlenden Verbindung zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis eine engere Zusammengehörigkeit dieser Muskeln dokumentiert.

11. Anthropopithecus troglodytes. (*Troglodytes niger.*)

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

Die oberflächlich vom N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den medialen und lateralen Gastrocnemius, den Soleus, den Plantaris und den oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis.

α) Der mediale Gastrocnemius

entspringt vom medialen Condylus femoris und vereinigt sich am oberen Drittel des Unterschenkels mit dem lateralen Gastrocnemius. In der Mitte des Unterschenkels tritt der Soleus, der sich aber bis nahe an das Tuber calcanei isolieren läßt, hinzu.

β) Der laterale Gastrocnemius

entspringt vom lateralen Condylus femoris und vereinigt sich am oberen Drittel des Unterschenkels mit dem medialen Gastrocnemius. In der Mitte des Unterschenkels tritt der Soleus, der sich aber bis nahe an das Tuber calcanei isolieren läßt, hinzu.

γ) Der Soleus

entspringt vom Capitulum der Fibula. In der Mitte des Unterschenkels vereinigt er sich mit den beiden Gastrocnemii, läßt sich aber leicht bis nahe an das Tuber calcanei von den beiden Muskeln isolieren.

δ) Der Plantaris

ist sehr schwach entwickelt. Er entspringt vom lateralen Condylus femoris und wird vom lateralen Gastrocnemius bedeckt. Die feine Sehne verläuft zwischen Gastrocnemius und Soleus ab- und medialwärts und inseriert medial vom Ansatz des Triceps surae am Tuber calcanei.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt vom Calcaneus und geht in zwei Sehnen über. Die eine bildet die perforierte Sehne für die zweite Zehe, die zweite verbindet sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes und bildet mit ihr zusammen die perforierte Sehne für die dritte Zehe.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

Die in der Tiefe unter dem N. tibialis gelegene Muskelgruppe wird repräsentiert durch den Popliteus, den Flexor tibialis, den Flexor fibularis, den tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis, den Tibialis posticus und vier Lumbricales.

α) Der Popliteus

entspringt von der lateralen Seite des Condylus femoris, breitet sich fächerförmig aus und inseriert am obern Drittel der Hinterseite der Tibia.

β) Der Flexor tibialis

ist etwas schwächer als der Flexor fibularis. Er entspringt von der Hinterseite der Tibia, vom distalen Popliteusrand an abwärts und vom Septum intermusculare. Er deckt den Tibialis posticus vollständig zu, tritt aber am tibialen Malleolus mit seiner Sehne vor die des Flexor fibularis. In der Planta verläuft die Sehne erst medial von der des Flexor fibularis, kreuzt sie aber dann und teilt sich in zwei Sehnen, welche sich mit den Sehnen des Flexor fibularis nicht vereinigen, sondern selbständig an der zweiten und fünften Zehe inserieren.

γ) Der Flexor fibularis

ist stärker entwickelt als der Flexor tibialis. Er entspringt von der Hinterseite der Fibula und der Membrana interossea und bildet in der Planta drei Sehnen, die sich mit den Sehnen des Flexor tibialis nicht verbinden, sondern selbständig an den Endphalangen des Hallux sowie der dritten und vierten Zehe inserieren.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Er hat zwei Sehnen, von welchen sich eine mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis verbindet und die perforierte Sehne für die dritte Zehe bildet, während eine zweite als perforierte Sehne zur vierten Zehe verläuft. — Am rechten Fuß fand sich noch eine perforierte Sehne zur fünften Zehe. Diese entsprang jedoch nicht aus einem Muskelbündel, sondern bildete eine direkte Abspaltung der perforierenden Sehne des Flexor tibialis.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie gewöhnlich.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt.

η) Die Lumbricales.

Es sind ihrer vier vorhanden. Der erste entspringt von der für die zweite Zehe bestimmten Sehne des Flexor tibialis und inseriert an der zweiten Zehe. Der zweite kommt von derselben Sehne des Flexor tibialis, sowie mit einem kleinen Bündel von der für die dritte Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis. Er inseriert an der dritten Zehe.

Der dritte entspringt aus dem Winkel der für die dritte und vierte Zehe bestimmten Sehnen des Flexor fibularis und inseriert an der vierten Zehe. Der vierte entspringt von der Außenseite der für die vierte Zehe bestimmten Sehne des Flexor fibularis und inseriert an der fünften Zehe. — Durch den zweiten Lumbricalis wird also trotz der fehlenden Verbindung zwischen Flexor tibialis und Flexor fibularis eine engere Zusammengehörigkeit dieser Muskeln dokumentiert.

12. Zusammenfassung.

Aus der Unterordnung der Platyrrhina sind Vertreter beider von Max Weber (1904) angegebenen Familien untersucht worden, und zwar aus der Familie der Hapalidae einer, der Cebidae drei. Ebenso wurde einer oder mehrere Vertreter der drei Familien der Katarrhina untersucht, und zwar aus der Familie der Cercopithecidae vier, der Familie der Hylobatidae einer, der Anthropomorphae zwei.

In bezug auf jene Muskeln, welche innerhalb der Säugetierreihe besonders wechselnde Befunde darbieten, folgt eine tabellarische Übersicht S. 316—319.

Wenn man sich nunmehr alle gewonnenen Befunde vergegenwärtigt, so fällt vor allem auf, daß bei den Simiae eine viel größere Einheitlichkeit und Gleichförmigkeit in der Ausbildung der Muskulatur herrscht, als es bei den andern Tierordnungen der Fall war.

Besonders in bezug auf den Triceps surae, ferner die Beziehungen zwischen Flexores perforati und perforantes, die bei den übrigen Tierordnungen durch das ewig Schwankende ihres Verhaltens überraschen, ist eine gewisse Gleichartigkeit zu beobachten.

a) Oberflächliche Muskelgruppe.

α u. β) Der mediale und laterale Gastrocnemius entspringen je vom medialen und lateralen Condylus femoris. Am oberen Fünftel schon, meist aber tiefer erfolgt die Vereinigung der beiden Muskeln zu einer gemeinsamen Muskelmasse, der sich, gewöhnlich distal von der Vereinigungsstelle, auch noch der Soleus hinzugesellt. Aus dieser gemeinsamen Masse geht die Achillessehne

hervor, welche an der Hinterseite des Calcaneus inseriert. In seltenen Fällen strahlen einige Fasern derselben in die Plantaraponeurose aus.

Zuweilen, und zwar ist das ganz besonders bei den Anthropoiden zu beobachten, bleibt der Triceps surae bis zum Calcaneus muskulös, oder nur ein Teil der Muskelfasern geht in eine Sehne über.

γ) Der Soleus

ist im allgemeinen bei den Simiae verhältnismäßig schwach entwickelt. Er entspringt hauptsächlich von der Fibula und inseriert, gewöhnlich etwas unterhalb der Vereinigungsstelle der Gastrocnemii, an der von diesen beiden Muskeln gebildeten Muskelmasse.

δ) Der Plantaris

fehlt häufig. Für die Anthropoiden, mit Ausnahme des Schimpanse, gilt dies ganz besonders.

Wenn der Muskel vorhanden ist, dann entspringt er mit dem lateralen Gastrocnemius gemeinsam vom lateralen Epicondylus femoris Die Sehne des Plantaris wird von dem Triceps surae bedeckt. Am distalen Ende des Unterschenkels aber tritt sie an der medialen Seite des Triceps an die Oberfläche und auf die Achillessehne, die sie über dem Tuber zudeckt. Von da aus verläuft sie weiter in die Planta und geht in die mehr oder weniger stark entwickelte Plantaraponeurose über, zuweilen auch in einen Teil der Muskelfasern des oberflächlichen Kopfes des Flexor digitorum brevis.

Es gibt aber auch Fälle, wie z. B. bei *Troglodytes niger,* in welchen die Sehne den Ubergang in die Plantaraponeurose nicht zeigt, sondern wie bei *Homo* mit dem Triceps surae am Tuber calcanei inseriert.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt, wie bei den Prosimiae, in der Regel von der Unter- d. h. Dorsalseite der Plantaraponeurose. Sehr häufig bekommt der Muskel auch Ursprungsfasern vom Calcaneus. Bei *Troglodytes niger* entspringt er überhaupt nur vom Calcaneus.

Der Muskel geht in 1—3 Sehnen über, welche perforiert werden. Die laterale dieser Sehnen verbindet sich ebenso wie bei den Prosimiae häufig mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierenden Sehne. In diesem Fall besteht auf solche Weise eine Verbindungsbrücke zwischen oberflächlichem und tiefem Kopf. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis ist bei den Simiae im allgemeinen stärker als bei den Prosimiae.

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis und Flexor fibularis
Hapale penicillatus	lebt nur auf Bäumen. Der Fuß ist kein so ausgesprochener Greiffuß wie bei den Lemuren, die 1. Zehe stark reduziert.	endet als Plantaraponeurose. Ein Teil der Sehne geht in die Muskelfasern des obfl. Kopfes des Flexor digitorum brevis über.	Oberfl. Kopf: bildet die Fortsetzung eines Teiles d. Plantarissehne. Teilung in 2 Sehnen. Eine bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe, eine 2. vereinigt sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die 3. Zehe. Tiefer Kopf: Entspringt von der Sehne des Flexor tibialis und fibularis. Teilung in 3 Sehnen. Zwei bilden die perforierten Sehnen für die 5. u. 4. Zehe. Die dritte verbindet sich mit einer Sehne des oberfl. Kopfes zur perforierten Sehne für die 3. Zehe.	Die Sehnen der beiden Muskeln verbinden sich vor der Teilung in Einzelsehnen. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . 4 5 Flexor fibularis Zehe . . 3 4 .
Ateles variegatus.	Cebidae sind gute Kletterer. Zum Springen ist die hintere Extremi-	fehlt.	Oberfl. Kopf: Entspringt vom Calcaneus. Teilung in 3 Sehnen. Die medialen 2 bilden die perforierten Sehnen für die 2. und 3. Zehe. Die 3. vereinigt sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne der 4. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Teilung in 2 Sehnen. Die eine bildet die perforierte Sehne für die 5. Zehe, eine 2. vereinigt sich mit einer Sehne des oberfl. Kopfes zur perforierten	Nach der Teilung in Einzelsehnen verbinden sich die beiden Muskeln. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis und Flexor fibularis
Ateles ater		wie *Ateles variegatus.*	Oberfl. Kopf: wie bei *Ateles variegatus.* Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis und fibularis. Sonst wie bei *Ateles variegatus.*	Die Muskeln treten nach der Teilung in Einzelsehnen miteinander in Beziehung. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe . . . 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .
Cebus monachus.		wie *Ateles variegatus.*	Oberfl. Kopf: gibt nur die perforierte Sehne für die 2. Zehe ab. Tiefer Kopf: gibt die perforierte Sehne zur 3., 4. und 5. Zehe ab. Zwischen oberfl. und tiefem Kopf besteht keine Verbindung.	Nach Teilung in Einzelsehnen treten die Muskeln zueinander in Beziehung. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 . . . 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .
Cynocephalus doguera.		die Sehne geht mit einigen Fasern der Gastrocnemius-Sehne in die Plantaraponeurose über.	Oberfl. Kopf: entspringt von Unterseite der Plantaraponeurose. Bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe. Am linken Fuß bestand noch eine 2. Sehne, welche mit einer Sehne des tiefen Kopfes die perforierte Sehne für die 3. Zehe bildete. Tiefer Kopf: entspringt vom Flexor tibialis und fibularis. Bildet drei perforierte Sehnen für die 5., 4. und 3. Zehe. Am linken Fuß verband sich die letztere Sehne mit einer Sehne des oberfl. Kopfes.	Vereinigung der Sehnen nach der Teilung in Einzelsehnen. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 . 3 4 .

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis und Flexor fibularis
Cynocephalus hamadryas.	Cercopithecidae sind ausschließlich quadruped.	wie bei *Cynocephalus doguera.*	Oberfl. Kopf: wie am linken Fuß von *Cynocephalus doguera.* Tiefer Kopf: wie am linken Fuß von *Cynocephalus doguera.* Es vereinigen sich jedoch nicht die Sehnen, sondern schon die Muskelportionen.	Vereinigung der Sehnen nach der Teilung in Einzelsehnen. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 3 . 5 Flexor fibularis Zehe 1 . 3 4 .
Cercopithecus petaurista.		die Sehne inseriert zum Teil am Calcaneus, zum Teil geht sie in die Plantaraponeurose über.	Oberfl. Kopf: entspringt von der Unterseite der Plantaraponeurose. Bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis und fibularis. Bildet die perforierten Sehnen für die 5., 4. und 3. Zehe.	Vereinigung der Teilsehnen: Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . 4 5 Flexor fibularis Zehe 1 . 3 4 .
Hylobates variegatus.	Die Hylobatiden sind arboricol. Wenn sie auf den Boden gehen, dann mit der vollen Fußsohle, aufrecht.	fehlt.	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus und von der Unterseite der Plantaraponeurose. Bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Bildet die perforierten Sehnen für die 5., 4. und 3. Zehe.	Vereinigung der Teilsehnen. Dabei versorgt: Flexor tibialis Zehe 1 2 . . 5 Flexor fibularis Zehe 1 2 3 4 .

Tier	Lebensweise	Plantaris	Flexor digitorum brevis	Flexor tibialis und Flexor fibularis
Simia satyrus.	lebt auf Bäumen, betritt nur selten den Boden. Die erste Zehe ist stark reduziert.	fehlt.	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus und von der Plantaraponeurose. Bildet die perforierten Sehnen für die 2. und 3. Zehe. Eine weitere verbindet sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die 4. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Eine bildet die perforierte Sehne für die 5. Zehe, eine 2. verbindet sich mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes zur perforierten Sehne für die 4. Zehe.	keine Vereinigung der Sehnen. Es versorgt: Flexor tibialis Zehe . 2 . . 5 Flexor fibularis Zehe . . 3 4 .
Troglodytes niger.	bewegt sich häufig auf dem Boden. Die Füße setzt er mit den Sohlen auf. Geht schlecht aufrecht.	schwach. Die Sehne inseriert medial vom Ansatz des Triceps am Tuber calcanei.	Oberfl. Kopf: entspringt vom Calcaneus. Bildet die perforierte Sehne für die 2. Zehe und mit einer Sehne des tiefen Kopfes die porforierte Sehne für die 3. Zehe. Tiefer Kopf: entspringt von der Sehne des Flexor tibialis. Bildet die perforierte Sehne für die 4. und mit dem oberflächlichen Kopfe gemeinsam die perforierte Sehne für die 3. Zehe.	keine Vereinigung der Sehnen. Es versorgt: Flexor tibialis Zehe . 2 . . 5 Flexor fibularis Zehe 1 . 3 4 .

b) Tiefe Muskelgruppe.

α) Der Popliteus

verhält sich ähnlich wie bei den Prosimiae.

β) Der Flexor tibialis

entspringt von der Tibia und häufig mit einzelnen Fasern auch noch von der Membrana interossea. In der Planta vereinigt sich seine Sehne zum Teil oder vollständig mit der Sehne des Flexor fibularis, manchmal bleiben jedoch die Sehnen auch unvereinigt, so bei *Simia satyrus* und *Troglodytes niger*.

Wenn sie sich vereinigen, so verlaufen, wie bei den Prosimiae, die Sehnenfasern des Flexor tibialis oberflächlich und im allgemeinen fibularwärts, während die des Flexor fibularis tibialwärts ziehen, so daß es zu einer Überkreuzung der Fasern kommt.

Dabei versorgt der Flexor tibialis die fünfte Zehe, ohne vom Flexor fibularis irgendwelche Verstärkung zu bekommen; ferner zeigt der Muskel eine Vorliebe für die zweite Zehe. Dagegen werden Hallux, dritte und vierte Zehe vorwiegend vom Flexor fibularis versorgt. Sie bekommen aber meistens noch einige allerdings nur wenige Fasern vom Flexor tibialis.

Bei *Simia satyrus* und *Troglodytes niger*, bei welchen keine Vereinigung der Sehnen besteht, versorgt der Flexor tibialis die zweite und fünfte, der Flexor fibularis die übrigen Zehen. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß bei *Simia satyrus* der Hallux keine Sehne bekommt.

γ) Der Flexor fibularis

entspringt hauptsächlich von der Fibula, bekommt aber häufig auch Ursprungsfasern von der Membrana interossea und der Tibia. Über das Verhalten seiner Sehne siehe unter Flexor tibialis.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

entspringt von der Sehne des Flexor tibialis und meist auch von der des Flexor fibularis. Er ist im allgemeinen bei den Simiae schwächer als bei den Prosimiae.

Der Muskel bildet zwei bis drei Sehnen, welche von den Sehnen der Flexores perforantes perforiert werden. Die medialste dieser Sehnen verbindet sich häufig mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes zu einer perforierten.

ε) Der Tibialis posticus

verhält sich wie bei den Prosimiae.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt zuweilen, besonders bei den Anthropoiden scheint dieser Zustand die Regel zu sein. Wenn der Muskel vorhanden ist, entspringt er vom Calcaneus und inseriert meist an den Sehnen des Flexor tibialis, wobei er sich hauptsächlich an die für die fünfte Zehe bestimmte Sehne anheftet. Zuweilen erfolgt aber die Insertion auch an der Sehne des Flexor fibularis.

η) Lumbricales

sind in der Regel vier vorhanden, die sich ähnlich wie bei *Homo* verhalten.

13. Vergleichend anatomische Bemerkungen.

Ebenso wie bei den Prosimiae fällt auch bei den Simiae eine viel größere Gleichförmigkeit in der Entwicklung der Unterschenkelmuskulatur auf.

a) **Oberflächliche Muskelgruppe.**

α u. β) Der mediale und laterale Gastrocnemius.

Das Verhalten dieser Muskeln ist ein ähnliches wie bei den Prosimiae, den Insectivora und Edentata, d. h. der Ursprung ist auch für den lateralen Gastrocnemius rein femoral. Ohne Ausnahme erfolgt ferner, wie bei jenen Tierordnungen, eine Vereinigung der Sehnen.

γ) Der Soleus

ist im allgemeinen etwas schwächer entwickelt als bei den Prosimiae, den Edentata und Insectivora. Ebenso wie bei den Prosimiae und den Insectivora ist der Anschluß des Muskels an die beiden Gastrocnemii die Regel.

δ) Der Plantaris

ist im allgemeinen bei den Simiae schwach entwickelt oder fehlt ganz, während er bei den Prosimiae meist ein sehr kräftiger Muskel ist. Die Sehne setzt sich mit wenig Ausnahmen bei den Simiae ebenso wie bei den Prosimiae in die Plantaraponeurose fort, wie dies auch bei den Marsupialia häufig der Fall ist. Eine Beziehung zur Perforation, wie sie bei andern Tierordnungen, besonders den Edentata zu beobachten ist, zeigt der Plantaris bei den Simiae ebensowenig wie bei den Prosimiae.

ε) Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis

erinnert in seinem Verhalten ebenso wie der der Prosimiae an die bei den Marsupialia häufig vorkommenden Verhältnisse, während dieser Muskel bei den Insectivora und Edentata meist fehlt.

Wie bei den Marsupialia und Prosimiae entspringt der Muskel hauptsächlich von der Unterseite der Plantaraponeurose, er bekommt aber in zahlreichen Fällen auch Ursprungsfasern vom Calcaneus. Einzelne Muskelfasern bilden in seltenen Fällen, ähnlich wie bei manchen Insectivora, eine direkte Fortsetzung der Plantarissehne.

Mit dem tiefen Kopf kann der Muskel, ebenso wie bei den Marsupialia und Prosimiae, sowohl in Verbindung treten, als auch völlig unabhängig von ihm bleiben.

b) **Tiefe Muskelgruppe.**

α) Der Popliteus

verhält sich im allgemeinen wie bei den Prosimiae. Der Ursprung erfolgt in der Regel vom lateralen Condylus femoris, während bei andern Tierordnungen häufig ein Ursprung vom Ligamentum genu collaterale fibulare zu beobachten ist.

β u. *γ*) Der Flexor tibialis und fibularis

verhalten sich — ausgenommen bei *Simia satyrus* und *Troglodytes niger* — wie bei den Prosimiae und erinnern an Befunde, wie sie ähnlich auch bei den Marsupialia und bei den Insectivora vereinzelt anzutreffen sind, d. h. es erfolgt eine mehr oder weniger innige Verbindung der Sehnen.

Während aber bei den Marsupialia und Insectivora eine vollständige Verschmelzung eintritt, teilen sich bei den Prosimiae und Simiae die zwei Hauptsehnen in Teilsehnen, und nur einzelne, nicht alle dieser Teilsehnen verbinden sich miteinander.

δ) Der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis

erinnert ebenfalls, wie der der Prosimiae, an bei Marsupialia vorkommende Verhältnisse.

Während der Muskel bei den Prosimiae aber vorwiegend von der Sehne des Flexor tibialis entspringt, bekommt er bei den Simiae öfters auch Ursprungsfasern vom Flexor fibularis. Bei den Marsupialia entspringt er ebenfalls von beiden Sehnen, wenn eine Vereinigung derselben überhaupt erfolgt ist.

Mit dem oberflächlichen Kopf kann der Muskel, ebenso wie bei den Prosimiae und Marsupialia, sowohl in Verbindung treten, als auch völlig unabhängig von ihm bleiben.

ε) Der Tibialis posticus

zeigt dasselbe Verhalten wie bei den übrigen hier besprochenen Tierordnungen.

ζ) Der Quadratus plantae

fehlt bei den Simiae häufig, aber nicht so häufig wie bei den Prosimiae und den Marsupialia. Bei den Insectivora und Edentata ist der Muskel zwar auch nicht immer, aber viel häufiger vorhanden. Bei den Monotremata ist er kräftig entwickelt.

η) Lumbricales.

Eine Verdoppelung dieser Muskeln, die bei den Prosimiae, Marsupialia und Edentata nicht allzu selten vorkommt, habe ich bei den Simiae nicht beobachtet.

VI. Einige Muskelvarietäten bei Homo.

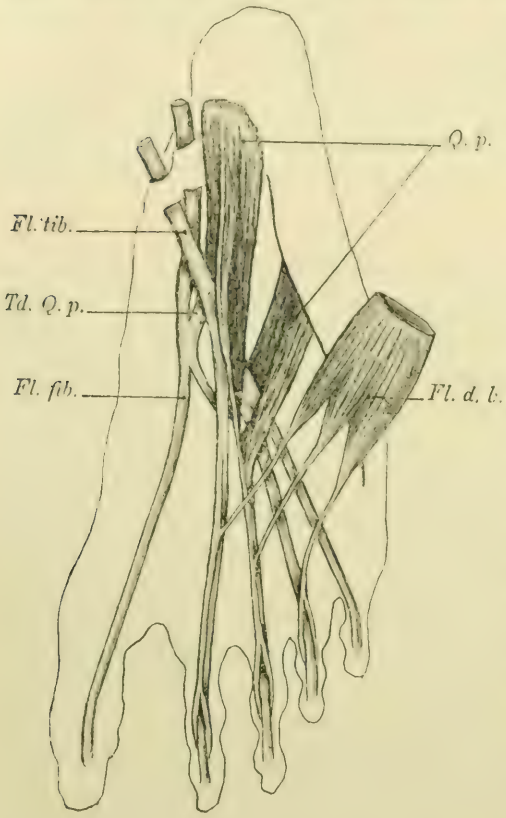
Gelegentlich der Präparierübungen im vergangenen Wintersemester hatte ich Gelegenheit, einige Muskelvarietäten zu beobachten, von denen folgende zwei an dieser Stelle interessieren könnten: Es fand sich in einem Falle ein Flexor digitorum brevis vor, der dem Affentypus, wie er durch Fig. 6 der schematischen Darstellung S. 186 veranschaulicht wird, vollkommen entspricht. Der Muskel setzte sich, genau wie z. B. auch bei *Ateles ater, variegatus* und *Simia satyrus*, aus zwei verschieden entspringenden Komponenten, einem oberflächlichen und einem tiefen Kopf, zusammen.

Der oberflächliche Kopf entsprang vom Calcaneus, der tiefe von der Sehne des Flexor tibialis. Der oberflächliche Kopf ging in drei Sehnen über, deren zwei perforiert wurden und an den Mittelphalangen der 2. und 3. Zehe inserierten, während die dritte Sehne sich mit einer Sehne des tiefen Kopfes zur perforierten Sehne für die 4. Zehe verband. Der tiefe Kopf bildete zwei Sehnen, deren eine als perforierte an der Mittelphalanx der 5. Zehe inserierte, während die zweite sich mit einer Sehne des oberflächlichen Kopfes zur perforierten Sehne für die 4. Zehe vereinigte.

Eine zweite Varietät, die den Quadratus plantae betrifft, wurde für die hiesige anatomische Sammlung präpariert. (Siehe Abbildung auf nächster Seite.)

Der Quadratus plantae entspringt hier von der medialen und der Hinterseite des Tuber calcanei. Der Hauptteil des Muskels inseriert an der Plantarseite der Sehne des Flexor tibialis, mit einzelnen Fasern aber auch an der Dorsalseite, sowie an der Sehne des Flexor fibularis. Ein Teil des Muskels aber geht in eine kurze Sehne über, die sich mit dem lateralen Teil der Sehne des Flexor fibularis vereinigt; ein zweiter Teil, der dem übrigen Muskel aufliegt, geht in

eine lange, feine Sehne über, die zwischen Flexor tibialis und Flexor digitorum brevis distalwärts zieht und sich im Gebiete der Grundphalanx mit der zur 3. Zehe ziehenden Sehne des Flexor digitorum brevis vereinigt, um mit dieser, wie das sonst zuweilen der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis tut, die perforierte Sehne für die 3. Zehe zu bilden. Dieser Anteil des Quadratus plantae an der Perforation ist eine Erscheinung, welche den Gedanken nahe legt, es könnten vielleicht zwischen dem Quadratus plantae und dem tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis ebenfalls Beziehungen bestehen. Den ganzen Muskel fand ich von Ästen des N. plantaris lateralis versorgt. Der Gedanke, daß diese zum Flexor digitorum brevis in Beziehung tretende Portion des Quadratus plantae ein — wie ich zuerst dachte — in die Tiefe verlagerter Anteil des Flexor digitorum brevis sei, erweist sich nach der Innervation als unwahrscheinlich.



An demselben Präparat sind noch zwei weitere Varietäten zu beobachten: Ein Teil des Quadratus plantae geht unmittelbar in die für die 4. und 5. Zehe bestimmten Lumbricales über (auf der obigen Darstellung nicht gezeichnet). Ferner hat der Flexor digitorum brevis nur drei Sehnen. Die Sehne für die 5. Zehe fehlt.

Literaturverzeichnis.

1782. Camper, T. Natuurkundige verhandelingen over den Orang Oetan en eenige andere Aapsorten; over den Rhinoceros met den dubbelen horen, en over het Rendier. Amsterdam.

1791. —— Naturgeschichte des Orang-Utangs.

1811. Meckel, J. F. Anatomie des Ai. Beiträge der vergleichenden Anatomie. Bd. II. Heft 1.

1815. Süsemuhl. De musculis in extremitatibus Bradypodis tridactyli.

1819. Meckel, J. F. Anatomie des zweizehigen Ameisenfressers. Deutsches Archiv für Physiologie. Bd. V. Heft 1.

1826. —— Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae.

1828. —— System der vergleichenden Anatomie. Teil III.

1830—31. Owen, R. On the anatomy of the Orang Utang (Simia Sat.). Proceedings of the Comunitee of science and correspondence of the Zoological Society of London. Part. 1.

1835. Cuvier. Leçons d'Anatomie Comparée.

1836. Dr. Brandt. Bemerkungen über den inneren Bau des Wuychuchol (Myogale moschata) im Vergleich mit dem des Maulwurfs und der Spitzmaus. Archiv für Naturgeschichte. Jahrgang II. Bd. I.

1837. Jäger, H. F. Anatomische Untersuchungen des Orycteropus Capensis. Stuttgart.

1839—47. Owen, R. Marsupialia, Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. III. p. 291.

—— Monotremata ibid. Vol. III. p. 379.

1841. Vroljk, W. Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé. Amsterdam.

1846. Burmeister, H. Beitrag zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Halle.

1852. Rapp. Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen.

1854. Prof. Hyrtl. Kurze, vorläufige Notiz über einen für das hiesige Institut erworbenen Chlamydophorus truncatus, in Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Abteilung. Bd. XII. S. 77—79.

—— Kurzer Bericht über die Osteologie des Chlamydophorus truncatus. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Abteilung. Bd. XIV. S. 309—315.

1854. Owen, R. On the Anatomy of the Great Anteater (Myrmecophaga jubata). Transactions of the zoological society of London. Vol. IV.

1855. Prof. Hyrtl. Chlamydophori truncati cum Dasypode gymnuro comparatum anatomicum examen. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. IX.

1855—56. Duvernoy, M. Des caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. Archives du museum d'histoire naturelle, publiée par les professeurs-administrateurs de cet établissement. Paris. Tome VIII.

1859. v. d. Hoeven J., en Campen. Ontleedk. onderz. van den Potto van Bosman (Perodicticus Potto). Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam.

1861—62. Church, S. On the myology of the Orang-Outang. The natural history review a quarterly journal of Biological Science.

1863. Allman, George J. On the Characters and Affinities of Potamogale, a genus of Insectivorous Mammals. Transactions of the zoological society. Vol. VI.

1863. Peters, W. Über die Säugetiergattung Solenodon. Abhandlungen der Akad. der Wiss. Berlin.

1864—66. Haughton, S. Muscular Anatomy of the Marsupials (4 Kangaroos, 1 Opossum, 1 Phalanger). Proceedings Roy. Irish Acad. Vol. IX.

1865. Mivart, St. G. Notes on the Myology of a Specimen Cercopithecus sabaeus. Proceedings of the zoological society. p. 43—46.

1865. Mivart, St. G., and Murie, James. Observations on the anatomy of Nycticebus tardigradus. Transactions of the zoological society London.

1865. Turner, William. On variability in human structure with illustrations from the flexor muscles of the fingers and toes. Transactions of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. XXIV.

1866. Lucae. Die Hand und der Fuß. Beitrag zur vergl. Osteologie des Menschen. Frankfurt a. M.

1866. Owen, R. On the Aye-Aye (Chiromys). Transactions of the zoological society. London. V. p. 35—101.

1866. Gratiolet, Louis Pierre, et Alix Pierre Henri-Edmond. Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. p. 1—263. Nouvelles archives du museum d'histoire naturelle de Paris. Vol. II.

1866. Mivart, St. George. On the Anatomy of Echidna hystrix. Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XXV. p. 379—403.

1867. Alix, Pierre Henri-Edmond. Sur l'appareil locomoteur de l'Ornithorynque et de l'Echidné. Bulletins de la Société Philomatique de Paris. Séance du 10. août. p. 170—219.

1867. Humphry. On some points in the anatomy of the Chimpanze. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. I. p. 254—268.

1867. Pagenstecher, H. Mensch und Affe. Ein Vergleich der Muskulatur des Drill mit der des Menschen. Der zoologische Garten. Jahrgang 1867. Bd. VIII.

1867. Pouchet. Mémoire sur le Grand Fourmilier.

1867. Schulze, Franz Eilhardt. Die Sehnenverbindungen in der Planta des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XVII. Heft 1. S. 1—22.

1867. Wood, F. On the human muscular variations and their relation to comparative anatomy. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. I. p. 44—59.

1868. Humphry. On the Myology of Orycteropus capensis. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. II.

1868. Mivart, St. G. Notes on the Osteology of the Insectivora. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. II. p. 117—154 und Vol. I. p. 281—312.

1868. Owen, Richard. On the Anatomy of Vertebrates. Vol. III. Mammals. London.

1869. Broca, P. L'ordre des primates. Parallèle anatomique de l'homme et de singes. Bulletins de la société d'anthropologie de Paris. 1869. T. IV. Ser. 2.

1869. Galton. The Myology of Cyclothurus didactylus. Annales and Magazine of Natural History. Vol. IV. 4. Ser.

1869. Humphry. On the disposition and homologies of the extensor and flexor muscles of the leg and fore arm. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. III. p. 320—334.

1869. Macalister. On the Myology of Bradypus tridactylus. Annales and Magazine of Natural History. Vol. IV. p. 51—67.

1870. Bischoff, Th. L. W. Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus und zur vergleichenden Anatomie der Muskeln der Affen und Menschen. Abhandlung der königlichen bayrischen Akademie der Wissenschaften II. Cl. Bd. X.

1870. Galton. The Myology of the Upper and Lower Extremities of Orycteropus capensis. Transactions of the Linnean Society. Bd. XXVI.

—— The Muscles of the Fore and Hind Limbs in Dasypus sexcinctus. Ibid.

1870. Humphry. On the Myology of the Limbs of the Unau, the Ai, the two-toed Anteater and the Pangolin. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. IV. p. 17—78.

1870. Macalister, A. The muscular anatomy of the Gorilla. Proceedings of the royal Irish academy. Ser. 2. Vol. 1.

—— On the Myology of the Wombat (Phascolomys) and the Tasmanian devil (Sarcophilus ursinus). Magazine of Natural History. 4 ser. Vol. V, p. 153—173.

1871. Brühl. Myologisches über die Extremitäten des Chimpanse. Ein kleiner Beitrag zur Discussion der Verwandtschaft zwischen dem Menschen und den anthropoiden Affen. Wiener med. Wochenschrift.

1871. Coues, Elliot. On the Myology of the Ornithorhynchus. Proc. of the Essex Institut. Vol. VI. p. 127—173.

1871. Wagstaffe, W. Description of an accessory muscle in connection with the popliteus. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. V.

1872. Coues, Elliot. On the Osteology and Myology of Didelphys virginiana. Mem. Boston Soc. nat. hist. Vol. II. p. 41—154.

1872. Champneys, Frank. On the muscles and nerves of a Chimpanze and a Cynocephalus anubis. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VI. p. 176—211.

1872. Macalister, A. The Muscular Anatomy of the Koala (Phascolarctos cinereus). Magazine of natural History. 4. Ser. Vol. X. p. 127—134.

—— Further Observations on the Myology of Sarcophilus ursinus. Magazine of Natural History. 4. Ser. Vol. X. p. 17—21.

1872. Murie, James, and Mivart. On the anatomy of Lemuroida. Transaction of the zoological society. p. 1—113.

1874—1900. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band Säugetiere. Leipzig.

1874. Murie, J. On the three-banded Armadillo (Tolypeutes conurus). Transactions of the Linnean Society. Vol. XXX. p. 71—133.

1875. Barnard. Observations on the membral musculation of Simia satyrus and the comparative myology of man and the apes. Proceedings of the American Association for the advancement of Science. 24. Meeting.

1875. Macalister, A. Observations on Muscular Anomalies in Human Anatomy (Third Series). In Transactions of the Royal Irish Academy. Bd. XXV.

1875. Macalister, A. Report on the Anatomy of the Insectivorous Edentates. Ibid.

1878. Cunningham. The Intrinsic Muscles of the mammalian Foot. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XII. p. 282.

1878. Hartmann, R. Einige Hauptfascien des Menschen und der anthropoiden Affen. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde. Berlin.

1878. Rüge, Georg. Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. S. 592—643.

1878 —— Entwicklungsvorgänge in der Muskulatur des menschlichen Fußes. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. Suppl. S. 644—659.

1878. Traill, S. Observations on the anatomy of the Orang-Outang. Memoirs of the Werneran naturhistory Society. Edinburgh.

1879. Gruber, Wenzel. Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. Heft 1. Berlin. Aus der vergleichenden Anatomie. S. 63, 70.

—— Heft 2. Berlin. Aus der vergleichenden Anatomie. S. 84.

1879. Langer. Die Musculatur der Extremitäten des Orang als Grund einer vergleichend myologischen Untersuchung. Sitzungsber. der math.-naturw. Cl. der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Wien. Bd. LXXIX. 3. Abt.

1880. Bischoff, Th. L. W. Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandlung (der math. phys. Abt.) der königlich bayrischen Akademie der Wissenschaften. Bd. XIII. 3. Abteilung. München.

1880. Chapman, Henry C. On the structure of the Orang-Utan. Proceedings of the Acad. of natural Science of Philadelphia. p. 160—175.

1881. Cunningham, D. J. The Relation of Nerve-Supply to Muscle-Homology. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XVI. p. 1—10.

1881—1882. Dobson, G. E. The Anatomy of Microgale longicauda with remarks on the homologies of the long flexors of the toes in Mammalia. Vol. XVI. p. 355—361.

1881. Ehlers, E. Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Chimpanse. Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XXVIII.

1881. Miwart, St. G. The cat. London.

1882. Cunningham, D. J. Report on some points in the Anatomy of the Thylacine (Thylacinus cynocephalus), Cuscus (Phalangista maculata) and Phascogale (Phascogale calura collected during the Voyage of H. M. S. Challenger in the years 1873—1876.

1882—83. Dobson, G. E. A Monograph of the Insectivora.

1882. Gadow, Hans. Observations in comparative myology. Journal of Anatomy and Physiology (Humphry, Turner). XVI. p. 493—514.

1882. Young, A. H. The musc. anatomy of the Koala (Phascolarctos cinereus). Journal of Anatomy and Physiology (Humphry, Turner). Vol. XVI. p. 217—242.

1883. Hartmann, R. Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zur menschlichen. Leipzig.

1882—83. Dobson, G. E. On peculiar structures in the feet of certain species of mammals. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XVII. p. 142—179.

1884. Sinclair. White Note respecting the course of the Flexor l. dig. pedis. Journal of Anatomy and Physiology normal and path. Vol. XVIII. p. 118—119.

1884. Sutton, B. On some points in the anatomy of the Chimpanze Anthropopithecus troglodytes. Journal of Anatomy and Physiology normal and patholog. p. 66—86.

1884. Testut, L. Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris.

1885. Deniker. Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides jeunes et adultes. Archives de Zoologie expérimentale. 1885. Vol. III. Série 2.

1885. Leisering und Müller. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere.

1885. Sidebotham, B. A. Myology of the Water Opossum (Chironectes variegatus). Proc. zool. soc. London. p. 6—22.

1886—87. Maccormick, Alex. The myology of the limbs of Dasyurus viverinus. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XX. p. 103—137.

1886—87. Selenka, E. Das Opossum (Didelphys virginiana). Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. Heft 4. 1. Hälfte. Wiesbaden. S. 101—132.

1887. Fürbringer, Max. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam.

1887. Grapow, Max. Die Anatomie und die physiologische Bedeutung der Palmaraponeurose. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. S. 142.

1888. Brooks, J. On the short muscles of the pollex and the hallux of the anthropoid apes. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXII.

1888. Flower, William Henry. Einleitung in die Osteologie der Säugetiere.

1888. Oudemanns, J. Th. Beitrag zur Kenntnis des Chiromys madagascariensis. Verhandelingen Akad. Wetenschappen. Amsterdam.

1889. Westling, Charlotte. Anatomische Untersuchungen über Echidna. Bihang till Kongl. Svenska Vetenshaps Akademiens Handlingar. Stockholm. Bd. XV. Afd. 4. Nr. 3. 71 p.

1890. v. Bardeleben, Karl. Uber die Hand- und Fußmuskeln der Säugetiere. Anatom. Anzeiger. 5. Jahrg. S. 435—444.

1890. Kohlbrügge, Fr. Muskeln und periphere Nerven des Genus Hylobates. Leiden.

1891. Couvreur et Bataillon. Étude anatomique sur la myologie du membre postérieur du grand Fourmilier (Myrmecophaga jubata). Annales de la Soc. Linn. Lyon. (2) Tome XXXVIII. p. 83—91.

1891. Leche. Beitrag zur Anatomie des Myrmecobius fasciatus. Verh. Biol. Ver. Stockholm. Bd. III. S. 120—126.

1891. Stirling. Description of a new Genus and Species of Marsupialia. Transactions and Proc. and Report of the Royal Society of South Australia. Vol. XIV.

1891. Stirling. Fourther Notes on the Habits and Anatomy of Notoryctes typhlops. Transactions and Proc. and Report of the Royal Society of South Australia. Vol. XIV. p. 283—292.
1892. Hepburn, David. The comparative Anatomy of the Muscles and Nerves of the Superior and Inferior Extremities of the inferior Apes. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. 26. p. 149—185.
1892. Ruge, G. Verkürzungsprocesse am Rumpfe der Halbaffen. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XVIII. Heft 2.
1893. Perrin. Contributions à l'étude de la myologie comparée (Batraciens et Sauriens). Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXIV. Paris.
1894. v. Bardeleben, K. On the Bones and Muscles of the Mammalian Hand and Foot. Proceedings of the Zoological Society of London. p. 354—376.
1894. Forbes. A handbook of the primates. Allens Nat. Library. London.
1894. Keith, A. Notes on a theory to account for the various arrangements of the Flexor prof. digit. in the Hand and Foot of Primates. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXVIII.
1894. Melzer. Zur Homologie der menschlichen Extremitäten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. XI.
1894. Manners Smith, J. On some points in the Anatomy of Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London. p. 694—715.
1894. Parsons, F. G. On the Morphology of the Tendo Achillis. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XXVIII. p. 414—418.
1894. Wilson, J. T. On the Myology of Notoryctes typhlops. Transactions of the Royal Society of South Australia. Vol. XVIII. p. 3—75.
1895. Beddard, F. E. Contribution to the Anatomy of the Anthropoid Apes. Transactions of the zoological society of London. Vol. XIII. p. 177—218.
1895. Eisler, P. Die Flexores digitorum. Verh. Anat. Ges. 9. Vers. in Basel. S. 135—144.
1895. Fick, R. Vergleichend anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung. p. 1—100.
—— Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und einem Chimpansen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung.
1895. Macalister, A. A Monograph on the Anatomy of Chlamydophorus truncatus. Transactions of the Royal Irish Academy. Bd. XXV. p. 219.
1895. Ruge, Georg. Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zum Marsupial- und Mammarapparat. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 75—153.
1895. Sussdorf. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.
1896. Braus, Herm. Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 301—366.
1896. Gaupp Ernst. A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Erste Abteilung. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem. Braunschweig.

1896. Hochstetter, F. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Monotremen. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 189—243.

1896. Oppel, A. Über den Magen der Monotremen, einiger Marsupialia und von Manis javanica. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 275—300.

1896. —— Über den Darm der Monotremen usw. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. II. S. 403—433.

1896. Parsons, F. G. On the Anatomy of Petrogale xanthopus compared with that of other Kangaroos. Proc. Zool. Soc. London. p. 159—192.

1897. le Double, A. F. Traité des variations du Système Musculaire de l'homme et de leur signification. Au Point de Vue de l'Anthropologie Zoologique. Paris.

1897. Kohlbrügge, J. H. F. Muskeln und periphere Nerven der Primaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Verhandelingen der K. Akad. van Wetenschappen. Amsterdam.

1897. Parsons, F. G. The Limb-Myology of Gymnura Rafflesii. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXII. p. 312—324.

1897. Perrin, A. Muscle perforé de la main. Son apparation dans la série animal. Compt. Rend. Tome 125. p. 46—48.

1897. Ziehen, Th. Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialia. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 1—187.

1898. Kopsch, Fr. Die Insertion der Mm. lumbricales an der Hand des Menschen. Internat. Monatshefte für Anatomie und Physiologie. Bd. XV. S. 70—77.

1898. Parsons, F. G. The Muscles of Mammals, with Special Relation to Human Myology. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XXXII. p. 428—450.

1898. Windle and Parsons. On the Anatomy of Macropus rufus. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XXXII. p. 119—134.

1898. Römer, Fritz. Studien über das Integument der Säugetiere. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 189—241.

1898. Rosenfeld, H. Zur vergleichenden Anatomie des M. tibialis posticus. Anatomische Hefte. 1. Abteilung. Bd. XI. S. 359—390.

1899. Gegenbaur, C. Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Leipzig. Bd. I.

1899. Windle and Parsons. On the Myology of the Edentata. Proceedings of the zoological society of London. Part. I. p. 314—339.

1900. Chapman, H. Observations upon the Anatomy of Hylobates leuciscus and Chiromys madagascariensis. Proceedings of the Acad. of Philadelphia. p. 414—423.

1900. Ellenberger, W., und Baum, H. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin.

1900. Primrose, A. The anatomy of the Orang-Utang. Torento.

1900. Schomburg, Hans. Untersuchung der Entwicklung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fußes. Dissertation. Göttingen.

1900. Zuckerkandl, E. Zur Anatomie von Chiromys madagascariensis. Denkschrift der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien. 68. Math. naturw. Cl. p. 89—200.

1901. Alezais. Les adaptations fonctionelles de l'appareil locomoteur. Journal Phys. Path. Paris. Tome III. p. 15—21.
1901. Burne, R. H. A Contribution to the Myology and Visceral Anatomy of Chlamydophorus truncatus. Proceedings of the zoological society of London. Vol. I. p. 104—121.
1901. Alezais, H. Les muscles du membre postérieur du Kangourou (Macropus Benneti). Comptes Rendus Soc. Biol. Paris. Tome 53. p. 971—972.
1901. Göppert, Ernst. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Semons zoolog. Forschungsreisen. Jena. Bd. III. S. 533—634.
1903. Fürst, Carl M. Der Musculus popliteus und seine Sehne. K. fisiogr. Sällsk. Handl. Lund. Bd. XIV. 134 p.
1903. Michaelis, Paul. Beiträge zur vergleichenden Myologie von Cynocephalus babuin, Simia satyrus, Troglodytes niger. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Anatomische Abteilung. p. 205—256.
1904. Carlsson, Albertina. Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XX. Abteilung Morphologie. S. 81—122.
1904. Retzius, G. Zur Kenntnis der Entwickelung der Körperformen des Menschen während der foetalen Lebensstufen. Biol. Unters. Retzius (2). Bd. XI. p. 33—76.
1904. Weber, Max. Die Säugetiere. Jena.
1904. Murrich, J. P. Mc. The phylogeny of the crural flexors. The American Journal of Anatomy. Baltimore. Vol. IV. p. 33—76.
1905. Schlaginhaufen, O. Über das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. Morph. Jahrbuch. Bd. XXXIII. S. 577. Bd. XXXIV. S. 1.
1905. Taylor, Gordon and Bonney, Victor. On the homology and morphology of the Popliteus muscle. Journal of Anatomy and Physiology. London. Vol. XL. p. 34—50.
1905. Thompson, T. and Hillier, O. T. The myology of the hind limb of the marsupial mole (Notoryctes typhlops). Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXIX. p. 308—332.
1906. Sommer, A. Das Muskelsystem des Gorilla. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XLII.
1907. Bardeen, Charles R. Development and variation of the nerves and the musculature of the inferior extremity etc. in man. The American Journal of Anatomy. Baltimore. Vol. VI. No. 3. p. 259—390.
1908. Glaesmer, Erna. Untersuchung über die Flexorengruppe am Unterschenkel und Fuß der Säugetiere. Morph. Jahrbuch. Bd. XXXVIII. Heft 1 u. 2.
1908. Loth, Edward. Die Aponeurosis plantaris in der Primatenreihe. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXXVIII. Heft 1 u. 2. S. 194—322.
1908. Wiedersheim R. Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. Tübingen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II, III, IV.

Die reproduzierten Präparate sind mit Hilfe der Braus-Drüner'schen Lupe hergestellt.

Fig. 6, 7 und 8 sind von Frl. Else Reiss, Fig. 5, sowie die schematische Darstellung S. 189 von Herrn August Vierling, dem Präparator und Zeichner des hiesigen anatomischen Instituts, die übrigen von mir angefertigt.

Gemeinsame Bezeichnungen:

br brevis,
Calc Calcaneus,
com communicans,
d digiti, digitorum,
fib fibularis,
Fl Flexor,
Gc Gastrocnemius,
Kl.Z.M Kleinzehenmuskel,
l lateralis,
Lumbr Lumbricales,
m medialis,
N Nervus,
p posticus,
prof profundus,
Pl, pl Plantaris, plantaris,
Popl Popliteus,
Qu Quadratus plantae,
So Soleus,
Sp Sporn,
sup superior,
Tib, tib Tibialis, tibialis,
Vag Vagina,
* Sesambein bzw. Knorpel.

Tafel II.

Fig. 1. Unterschenkel und Fuß von Erinaceus europaeus. $^3/_2$ der natürlichen Größe. Der mediale Gastrocnemius ist einige cm distal von seinem Ursprunge durchtrennt. Beide Enden sind zurückgeschlagen, so daß der darunter liegende Popliteus, Flexor tibialis, Flexor fibularis und Tibialis posticus sichtbar werden.

Die Sehnenscheiden der 2. und 3. Zehe sind längs gespalten und nach beiden Seiten aufgeklappt. Aus den für die 2. und 3. Zehe bestimmten Sehnen des Flexor fibularis sind Stücke reseziert.

Fig. 2. Unterschenkel und Fuß von Talpa europaea. $^2/_1$ der natürlichen Größe.

Der mediale Gastrocnemius ist dicht am Ursprunge abgeschnitten und mit dem lateralen Gastrocnemius zurückgeschlagen, so daß die darunter liegenden Muskeln, der Plantaris, der Flexor fibularis und der Flexor tibialis, sichtbar werden.

Fig. 3. Der Fuß von Talpa europaea aus der vorhergehenden Figur etwas vergrößert. Es soll dadurch der Übergang des Plantaris in drei Sehnen, welche sich in zwei Zipfel teilen, ohne die Sehnen des tiefen Beugers durchtreten zu lassen, deutlich gezeigt werden.

Fig. 4. Fuß von Orycteropus aethiopicus. Größe $^1/_2$.

Die Plantarfascie ist abgetragen, so daß die Sehnen des Plantaris des Flexor tibialis und fibularis sichtbar werden.

Die Sehnenscheiden der 1., 2. und 3. Zehe sind erhalten, die der 4. ist eröffnet, die der 5. Zehe ganz abgetragen. Innerhalb der 4. Sehnenscheide ist die Perforation der Plantarissehne durch die des Flexor fibularis sichtbar, ebenso der Zusammenhang der Sehne des Plantaris mit der Sehnenscheide. Die Lumbricales sind nicht gezeichnet.

Fig. 5. Unterschenkel und Fuß von Myrmecophaga jubata. Größe $^1/_1$.

Der mediale Gastrocnemius ist am Ursprunge abgeschnitten und mit dem lateralen Gastrocnemius zurückgeschlagen, so daß die darunter liegenden Muskeln sichtbar werden. Auch der Plantaris erscheint seitwärts geschoben.

Der Flexor tibialis ist im Zusammenhange mit dem Sesamknorpel und einem Teile der Plantarfascie von der Unterlage losgelöst und medialwärts umgeschlagen.

Ein kleiner Teil des Flexor digitorum brevis ist umgeklappt und medialwärts gedrängt, damit die Innervation und der Quadratus plantae, der zum Teil in die Lumbricales übergeht, sichtbar werden.

Tafel III.

Fig. 6. Fuß von Myrmecophaga jubata. Größe $^1/_1$. Diese Figur ist aus der 1908 erschienenen Arbeit herübergenommen, da sie an dieser Stelle zum Verständnis der tiefen Fußmuskeln notwendig ist. Die Plantarfascie ist abpräpariert, der Flexor digitorum brevis am Metatarsophalangealgelenk abgeschnitten. An der 2. Zehe sieht man die Sehne des Flexor digitorum brevis in die uneröffnete Sehnenscheide übergehen. An der 3. und 4. Zehe ist die Sehnenscheide eröffnet und nach beiden Seiten aufgeklappt. Ein Stück der Sehne des Flexor fibularis ist reseziert. An der 5. Zehe ist die Sehnenscheide ebenfalls eröffnet, die Sehne des Flexor digitorum brevis ganz herausgelöst.

Fig. 7. Fuß von Myrmecophaga jubata. Größe $^1/_1$.

Die Plantarfascie, der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum, der Quadratus plantae, die Lumbricales und alle Weichteile an den Zehen sind mit Ausnahme der Sehne des Flexor fibularis abgetragen. In der Sehne des Flexor fibularis ist ein Längsspalt zu sehen.

Fig. 8. Unterschenkel und Fuß von Dasypus sexcinctus. Größe $^1/_1$.

Der mediale Gastrocnemius ist nahe an seinem Ursprunge durchgeschnitten, das proximale Ende nach aufwärts geschlagen, das distale vom lateralen Gastrocnemius vollständig abgelöst. Der laterale Gastrocnemius erscheint lateralwärts geschlagen, damit der von ihm bedeckte Soleus gut sichtbar wird.

Der Plantaris ist am Ursprunge abgeschnitten und medialwärts gelegt, damit der Popliteus und ein Teil des Flexor fibularis sichtbar wird. Von der Rinne, in der die Sehne des Plantaris gleitet, ist das durch die Endausbreitung der Gastrocnemii gebildete Dach derselben abpräpariert. Ebenso ist in der Planta die Plantarfascie weggenommen.

Die Sehnenscheiden der 2., 3. und 5. Zehe sind eröffnet, so daß auf der 5. Zehe die Sehne des Flexor fibularis sichtbar wird. Über der 2. und 3. Zehe sieht man die Perforation der Sehnen des Plantaris durch die des Flexor fibularis. Aus den Sehnen des Flexor fibularis sind Stücke reseziert.

Die Sehnenscheiden des Hallux und der 4. Zehe sind uneröffnet. Man sieht den Übergang der Sehnen des Plantaris in die Sehnenscheiden.

Die Äste des N. tibialis sind nach ihrem Eintritte unter den Plantaris abgeschnitten.

Fig. 9. Unterschenkel und Fuß von Lemur rufifrons. Größe $^1/_1$.

Der mediale, der laterale Gastrocnemius und der Plantaris sind am Ursprunge abgeschnitten und lateralwärts gezogen, so daß der Soleus, der Popliteus, Flexor tibialis und fibularis sichtbar werden.

Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis ist von der Plantaraponeurose getrennt und zurückgeschlagen, um die Verbindung mit dem tiefen Kopf zu zeigen. Ein besonders stark entwickelter fibularer Teil der Aponeurose aber ist mit dem Muskel abgeschnitten und zurückgeschlagen. Der Kleinzehenmuskel ist knapp an seiner Insertion abgeschnitten und mit dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis im Zusammenhang gelassen.

An dem Hallux und der 5. Zehe sind die Sehnenscheiden abgetragen, an den übrigen Zehen erhalten. An der 4. Zehe sieht man den fibularen Strang der Aponeurose in die Sehnenscheide übergehen. Die Lumbricales sind nicht gezeichnet.

Fig. 10. Fuß von Lemur rufifrons. Etwas verkleinert.

Die Plantaraponeurose ist abgetragen. Der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis ist in seiner natürlichen Lage erhalten, damit die Überkreuzung mit dem tiefen Kopf sichtbar wird. Von der Sehne des Flexor tibialis ist nur das Stück erhalten, von dem der tiefe Kopf des Flexor digitorum brevis entspringt.

Tafel IV.

Fig. 11. Unterschenkel und Fuß von Stenops tardigradus. Größe $^1/_1$.

Der mediale Gastrocnemius ist am Ursprunge abgeschnitten und lateralwärts geschlagen, so daß der Soleus, Plantaris, Popliteus, Flexor tibialis, fibularis und Tibialis posticus sichtbar werden.

Die Plantaraponeurose ist abgetragen, ebenso die Sehnenscheiden der Zehen. Die Lumbricales sind nicht gezeichnet.

Fig. 12. Unterschenkel und Fuß von Hapale penicillatus. Etwas vergrößert.

Der mediale Gastrocnemius ist am Ursprunge abgeschnitten und mit dem lateralen Gastrocnemius lateralwärts geschlagen, damit der Plantaris, der Soleus, Popliteus, Flexor tibialis, fibularis und Tibialis posticus sichtbar werden.

Von der Plantaraponeurose ist ein Stück mit dem oberflächlichen Kopf des Flexor digitorum brevis im Zusammenhang erhalten. Die Sehnenscheide des Hallux ist abgetragen, die der 3. Zehe eröffnet, so daß die Perforation der vom oberflächlichen und tiefen Kopf des Flexor digitorum brevis gebildeten Sehne durch die Sehne des Flexor perforans sichtbar wird. Aus der Sehne des letzteren ist ein Stück reseziert. Die übrigen Sehnenscheiden sind erhalten. Die Lumbricales sind nicht gezeichnet. Die Endäste des N. tibialis sind abgeschnitten.

Fig. 13. Unterschenkel und Fuß von Hylobates variegatus. Etwas verkleinert.

Der mediale Gastrocnemius ist am Ursprunge abgeschnitten und lateralwärts zurückgeschlagen, so daß der Soleus, Popliteus, Flexor

tibialis, fibularis und Tibialis posticus sichtbar werden. Die Plantaraponeurose ist bis auf ein kurzes Stück am Tuber calcanei abgetragen, der oberflächliche Kopf des Flexor digitorum brevis im Zusammenhange mit dem Großzehenmuskel vom Calcaneus und der Plantaraponeurose abgelöst und zurückgeschlagen. Die Lumbricales sind nicht gezeichnet.

Die Endäste des N. tibialis sind abgeschnitten.

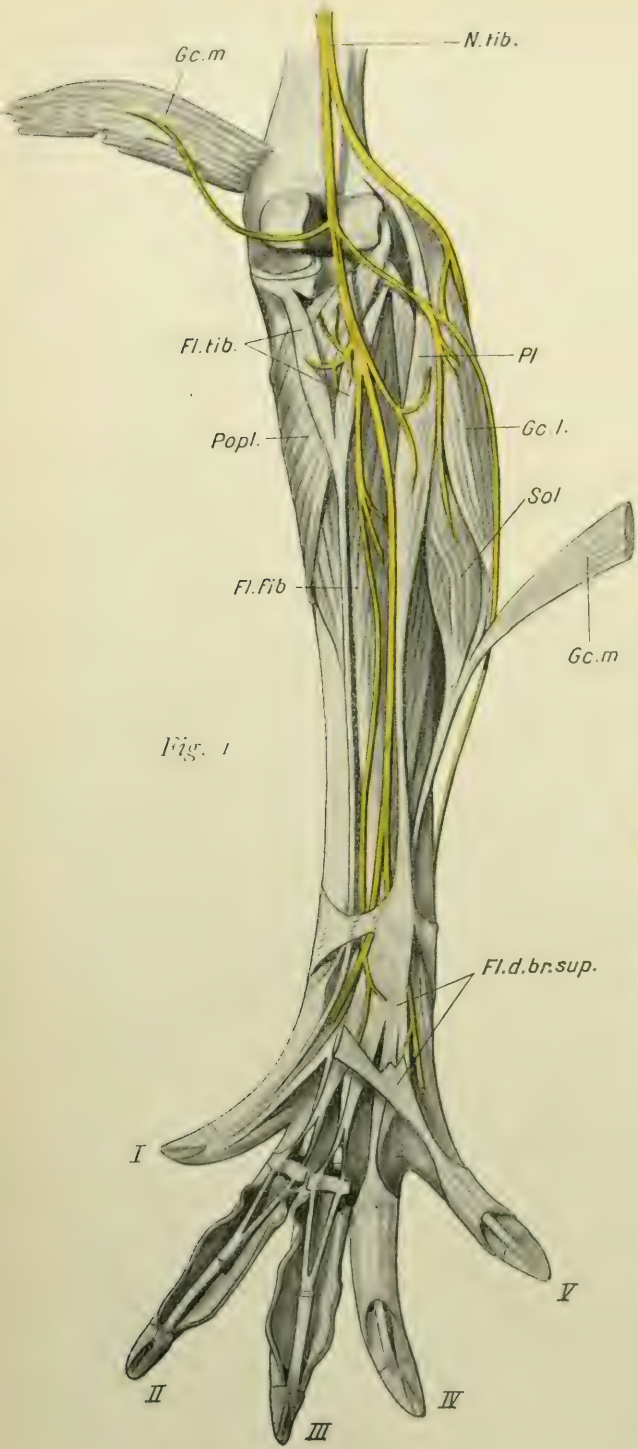
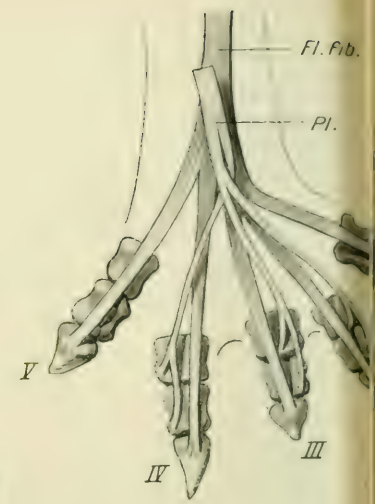
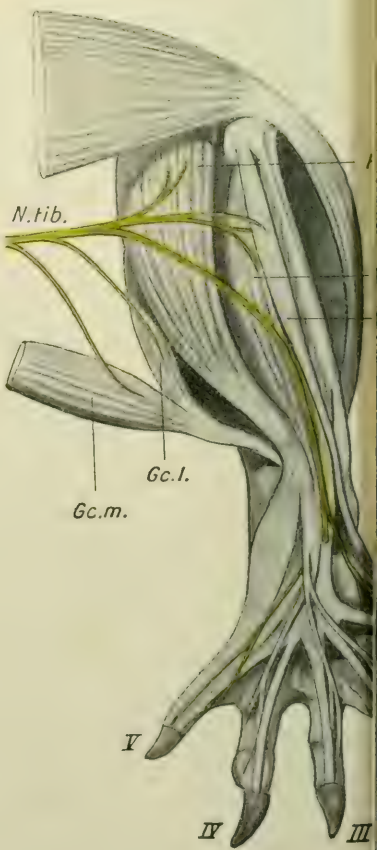

N.tib.
Gc.m
Fl.tib.
Pl
Popl.
Gc l.
Sol
Fl.Fib
Gc.m
Fl.d.br.sup.
I
II
III
IV
V

Fig. 1


Fl. Fib.
Pl.
V
IV
III


N.tib.
Gc.l.
Gc.m.
V
IV
III

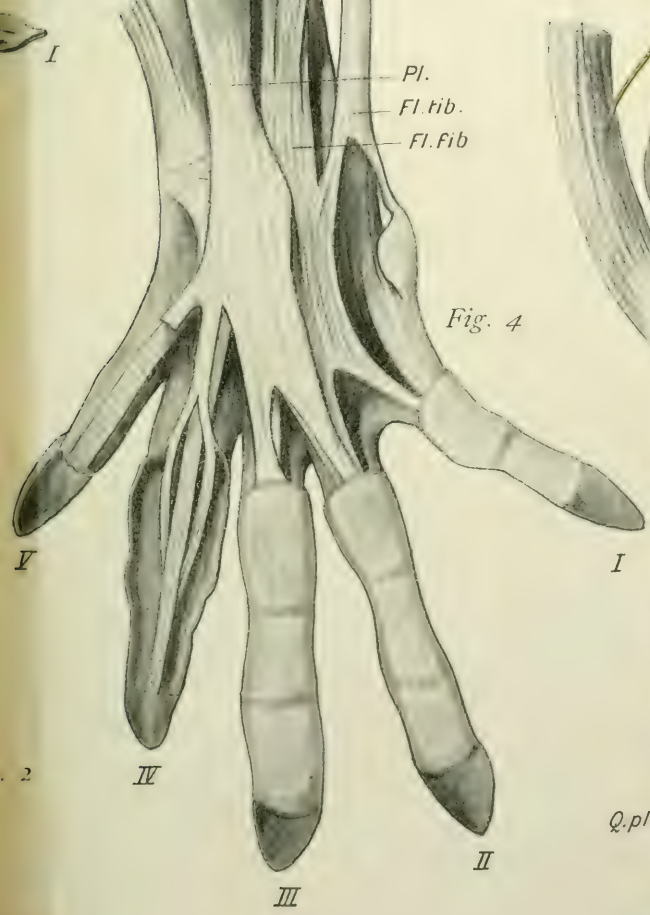

Pl.
Fl. tib.
Fl. Fib
V
IV
III
II
I

Fig. 4

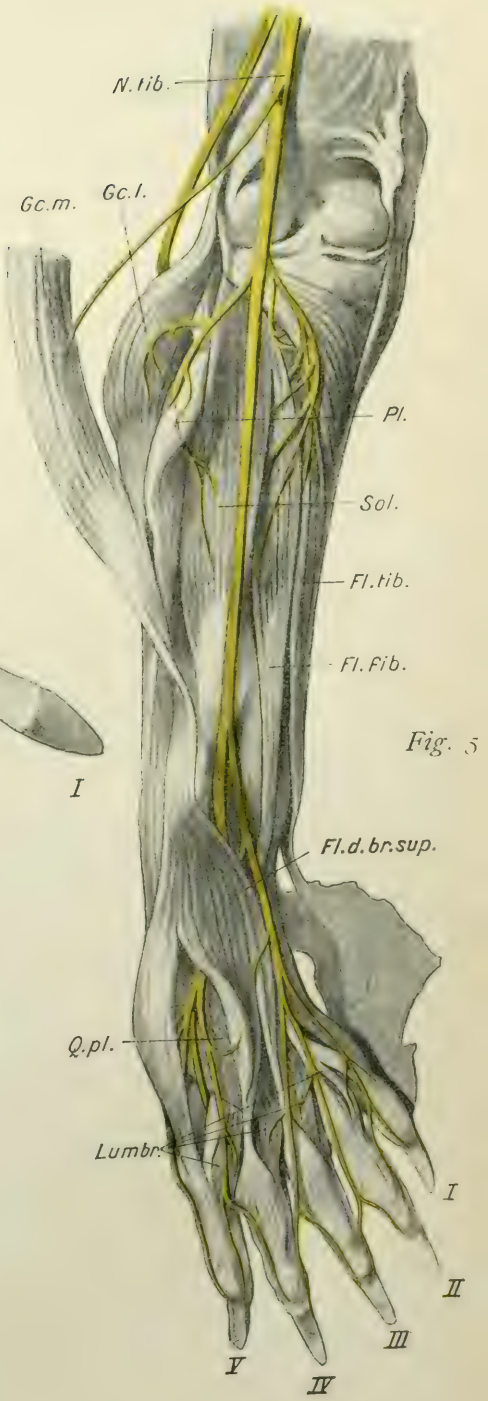

N. tib.
Gc. m.
Gc. l.
Pl.
Sol.
Fl. tib.
Fl. Fib.
Fl. d. br. sup.
Q. pl.
Lumbr.
I
II
III
IV
V

Fig. 5

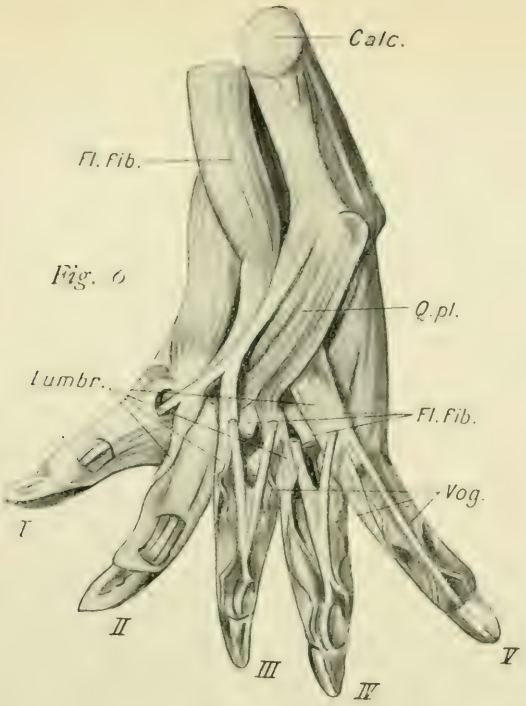
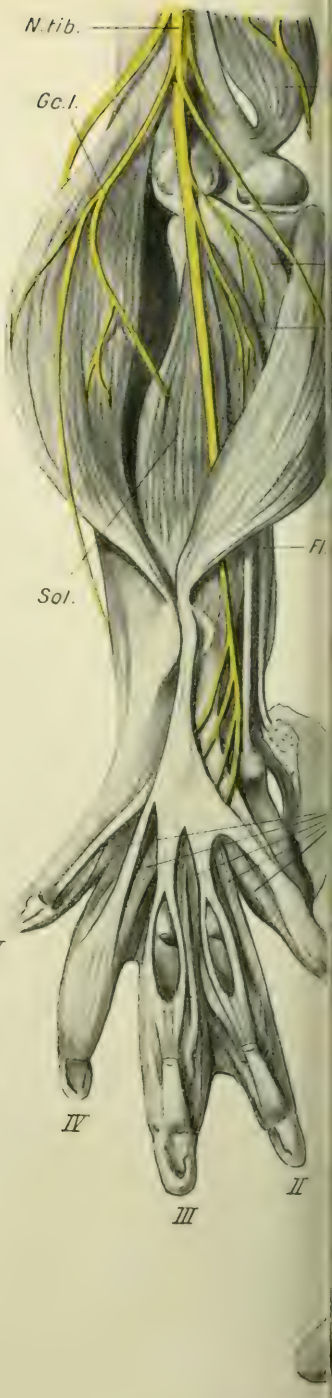

Calc.
Fl. fib.
Q. pl.
Lumbr.
Fl. fib.
Vog.
I
II
III
IV
V

Fig. 6


N. tib.
Gc. l.
Fl.
Sol.
V
IV
III
II

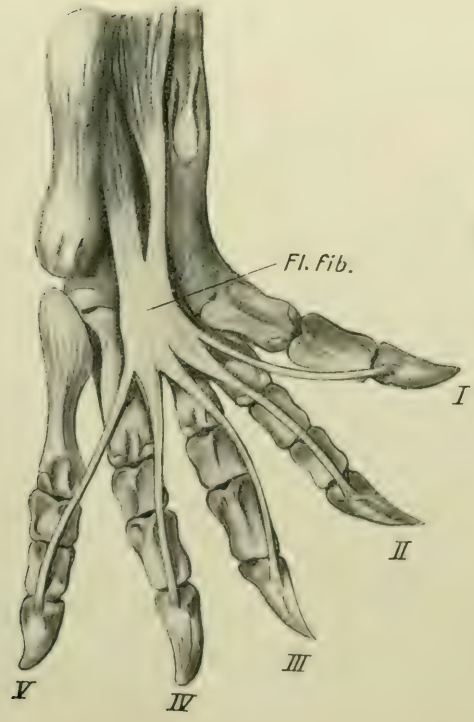

Fl. fib.
I
II
III
IV
V

Fig. 7

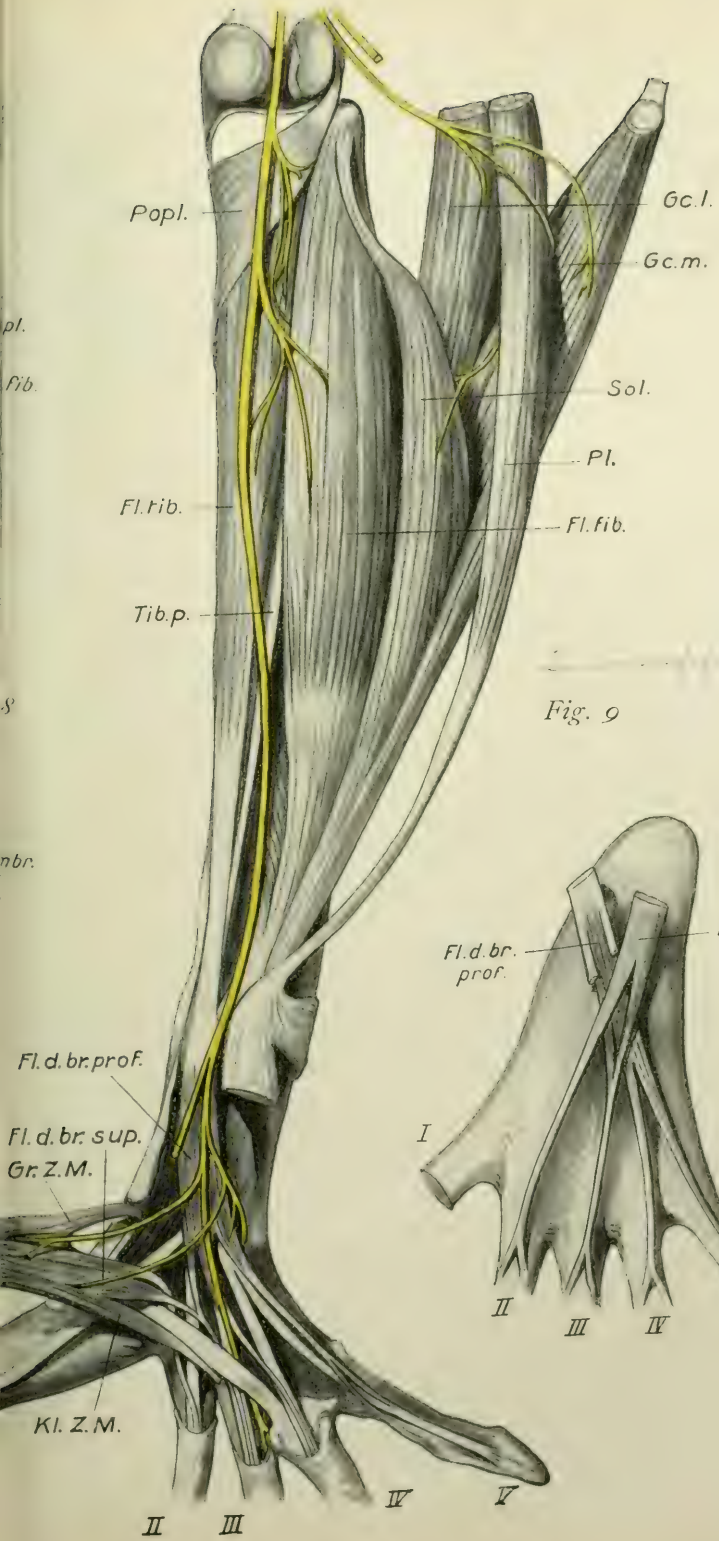

Popl.
Gc.l.
Gc.m.
Sol.
Pl.
Fl. fib.
Fl. fib.
Tib.p.
Fl. d. br. prof.
Fl. d. br. sup.
Gr. Z. M.
Kl. Z. M.
II
III
IV
V

Fig. 9

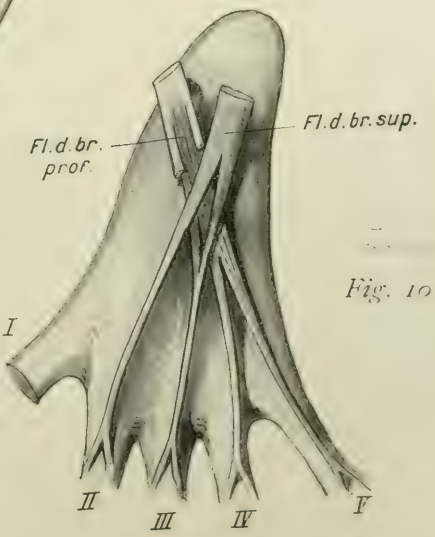

Fl. d. br. sup.
Fl. d. br. prof.
I
II
III
IV
V

Fig. 10

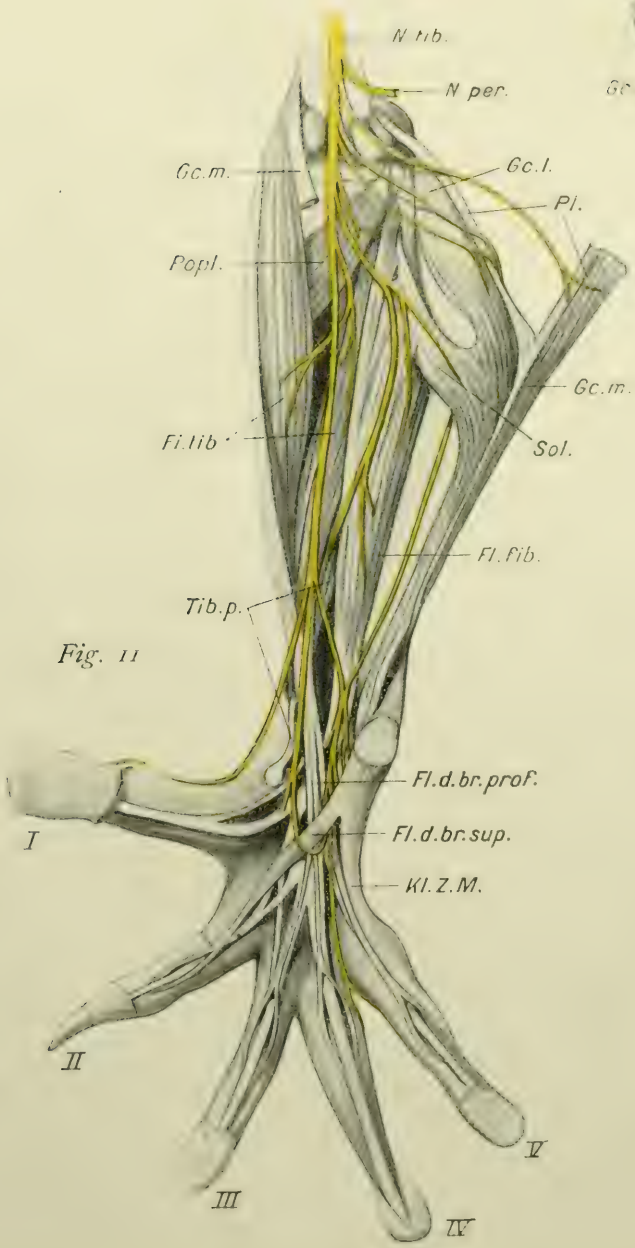

N tib.
N per.
Gc.m.
Gc.l.
Pl.
Popl.
Gc.m.
Fl.lib.
Sol.
Fl. fib.
Tib.p.
Fl.d.br.prof.
Fl.d.br.sup.
Kl.Z.M.
I
II
III
IV
V

Fig. 11

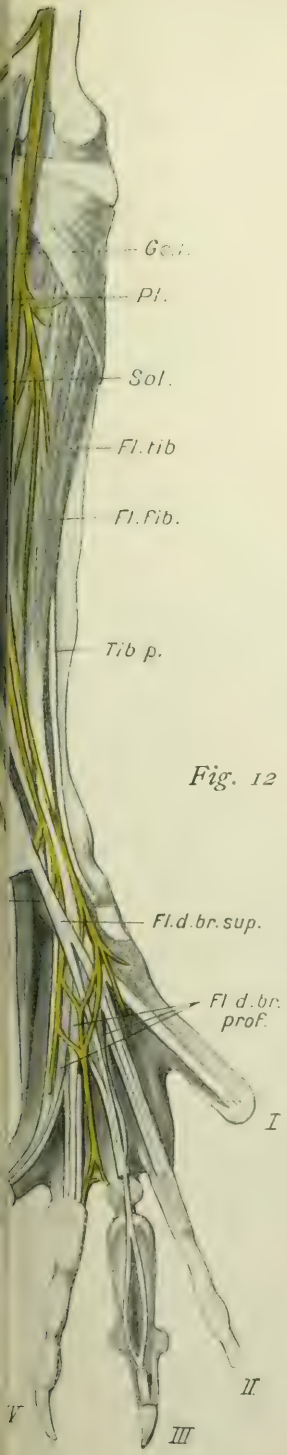

Gc.l.
Pl.
Sol.
Fl. tib
Fl. fib.
Tib p.
Fl.d.br.sup.
Fl d.br. prof.
I
II
III
V

Fig. 12

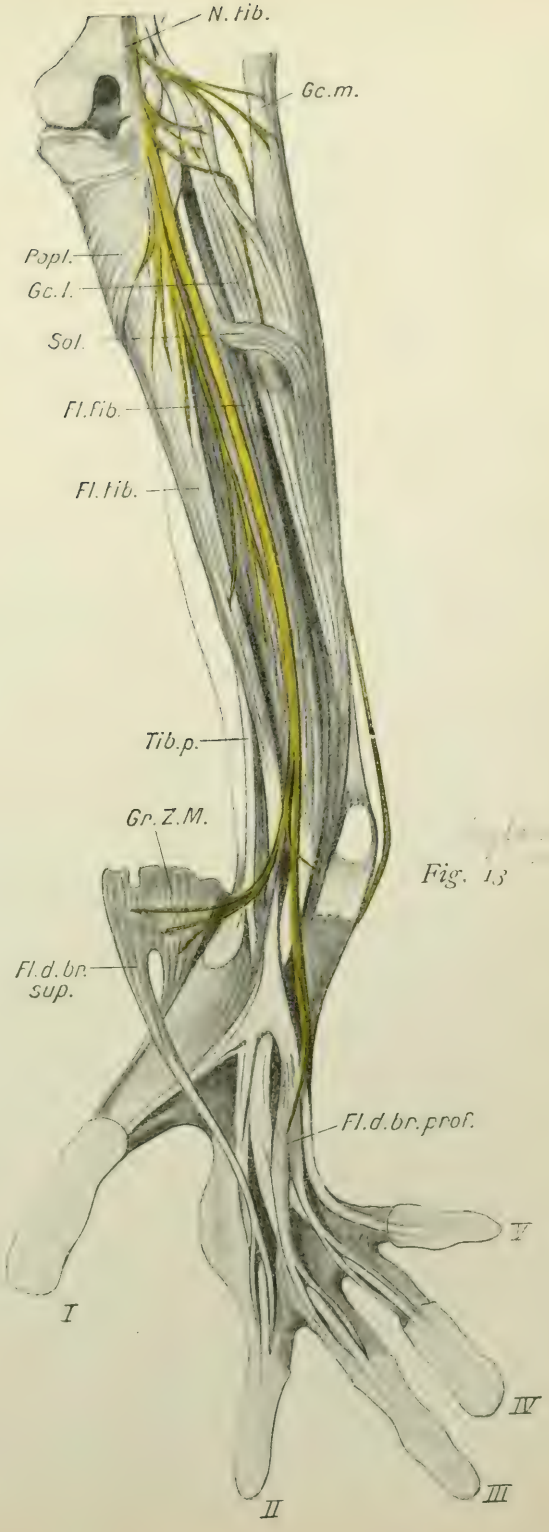

N. tib.
Gc.m.
Popl.
Gc.l.
Sol.
Fl.fib.
Fl. tib.
Tib.p.
Gr. Z.M.
Fl.d.br. sup.
Fl.d.br.prof.
I
II
III
IV
V

Fig. 13

Neue Mitteilungen über die Sternalis-Frage.

Von

Georg Ruge.

Mit 1 Figur im Text.

Die Fragestellungen bei Untersuchungen über die Herkunft eines Musculus sternalis dürfen zunächst als abgeklärt gelten.

Der Muskel ist seiner Lage und seinen zuweilen auftretenden Verbindungen nach mit dem Sterno-cleido-mastoideus, mit dem Pectoralis major, mit dem Haut-Rumpf-Muskel und durch diesen mit der tieferen Pectoralis-Muskulatur in nähere Beziehung gebracht worden. Der sagittale Verlauf des Sternalis hat auch die Meinung auftauchen lassen, er könne zum Rectus-Systeme des Rumpfes gehören. Eine fünfte Ansicht bringt den Sternalis mit einer vollkommen unbekannten, hypothetisch angenommenen Muskulatur des Thorax in genetischen Verband. Dieselbe soll einer metameren Rumpf-Muskulatur zugehören.

Die Entscheidung darüber, wohin ein Sternalis gehöre, kann nur auf dem Wege der Interpretation getroffen werden, und zwar unter Heranziehung der verschiedenen Kennzeichen, welche für die eine oder die andre Herkunft Zeugnis ablegen. Das trifft für den Sternalis ebenso wie für alle andern Varietäten zu, deren ontogenetische Zustände nicht ermittelt worden sind. Entwicklungsgeschichtliche, die Entstehung des Sternalis völlig aufklärende Beobachtungen werden an die Stelle von Deutungen fertiger Zustände schwerlich je treten, weil der Sternalis als seltene Varietät keine regelmäßige ontogenetische Anlage mehr zu besitzen braucht. Zunächst bleiben wir jedenfalls auf die Interpretationen zufälliger Befunde angewiesen, um über das Wesen des Sternalis überhaupt Aufschluß zu erhalten. Diesbezügliche Ableitungen oder

Folgerungen aus vorliegenden Erscheinungen können sich wohl nur dann auf rechten Pfaden bewegen, wenn die nötigen Merkmale an dem zu Deutenden in geforderter Weise durch die Beobachtungen einwandfrei festgestellt worden sind.

Das Einwandfreie in der Beobachtung von wichtigsten Merkmalen von Sternalis-Fällen ist immer wieder in Zweifel gezogen worden. Die Deutungen haben deshalb auch keine allgemeine Anerkennung gefunden.

1. Die Ableitung eines Sternalis vom Sterno-cleido-mastoideus erfordert den Nachweis der Innervation durch den Nervus accessorius oder durch die mit ihm zuweilen vereinigten oberen, cervicalen Spinalnerven. Ein derartiger Nachweis fehlt. Damit verliert eine solche Deutung an Zuverlässigkeit, und eine noch so innige Verbindung zwischen beiden Muskeln beweist gar nichts für deren Wesenseinheit. Das wissen wir vom Biventer mandibulae; mag der Zusammenhang zwischen dessen vorderem und hinterem Bauche auch noch so sehr für dessen Einheitlichkeit sprechen, so bleiben beide doch ganz verschiedene genetische, verschieden innervierte Gebilde. Der Zusammenhang zwischen Sternalis und Sterno-cleido-mastoideus ist ein erworbener.

2. Die Zurückführung des Sternalis auf einen segmentalen Seitenrumpfmuskel der Thorax-Gegend, etwa auf einen Rectus thoraco-abdominalis oder einen hypothetisch angenommenen, andern Muskel, erfordert dessen tiefere Lage zur Gliedmaßen-Muskulatur der Brust. Eine solche besteht für einen Sternalis niemals; er zeichnet sich ja gerade durch die subcutane Anordnung, durch die Ausbreitung auf der Muskel-Binde des Pectoralis major aus. Ein auf eine segmentale Thorax-Muskulatur zurückführbarer Sternalis müßte von Intercostalnerven versorgt sein. Läge eine solche vor, so könnte gegen die Deutung trotz der widersinnigen oberflächlichen Sternalis-Lage zunächst ernstlich nichts eingewendet werden, da die Innervation bei der Herleitung der Muskel-Individuen ein sicherer Führer ist. Nun ist aber gerade diese oft behauptete Innervation durch Intercostalnerven mißtrauisch beurteilt worden. Reiche Erfahrung in der Darstellung der Sternalis-Nerven sowie der Hautäste von Intercostalnerven und Hautgefäßen, welche einen Sternalis durchbohren, wird den Zweifel an der Richtigkeit der Intercostalis-Innervation erhalten. Der Zweifel kann nur durch den Nachweis am vorliegenden Objekte beseitigt werden. Und es lohnte sich wohl, einen einwandlosen, bis jetzt immer wieder bezweifelten Fall einem

anatomischen Museum einzuverleiben, um den Zweifler durch den Augenschein zu belehren. Das ist bis jetzt meines Wissens nicht angestrebt worden. Ich meinerseits bestreite nicht die Aufrichtigkeit, aber die Richtigkeit der beschriebenen Fälle. Sollte je die Intercostalis-Innervation eines Sternalis einwandfrei festgestellt werden, so nähme dieser eine ganz besondere Stellung ein. Er wäre aus der großen Gruppe der durch Nervi thoracales anteriores zweifellos versorgten, gewöhnlichen Sternales auszuscheiden. Ein solcher Intercostalis-innervierter Muskel würde ein vollkommen unverstandenes Gebilde sein, da es sich mit nichts Bekanntem in Beziehung bringen ließe. Dieser Umstand nährt den Zweifel an seiner Existenz. Vor einer einwandlosen Tatsache hätte man sich zu beugen; aber auch nur vor dieser. Solange sie fehlt, behält der Skeptizismus volle Berechtigung.

3. Die Ableitung des Sternalis vom Pectoralis major wird durch den Zusammenhang beider sowie die Versorgung durch gleiche Nerven begründet. Solche Fälle kommen vor. Sie lassen sich einteilen in zwei Gruppen, von denen die eine Gruppe solche Fälle umfaßt, in denen ein oberflächliches größeres oder kleineres Bündel aus den oberflächlichen Lagen der Pars clavicularis oder der Pars sterno-costalis sich loslöst, aberriert und eine gewisse Selbständigkeit erwirbt. Ein solcher Pectoralis major-Sternalis wäre nichts andres als ein losgelöster, mehr oder weniger selbständiger, oberflächlicher Abschnitt des Pectoralis major, welcher u. a. auf Grund von Bildungsanomalien am Thorax in die Erscheinung träte. Man kann ja in der Tat so weit gehen, derartige einfach abgelöste Bündel des Pectoralis major in die Sternalis-Gruppe einzufügen. Diese Sternalis-Arten müssen aber nach dem Stande unsrer Kenntnisse scharf abgetrennt werden von einer zweiten Gruppe. Zu ihr gehören diejenigen Formen, welche von einer tieferen Schichte der Pectoralis-Muskulatur sich herleiten und die Forschung auch in Zukunft beschäftigen werden, da ihre Herkunft mit aller Sicherheit nur äußerst schwer festzustellen ist. Sie stellen nach meiner Ansicht das Hauptkontingent aller Sternalis-Fälle dar. Sie sind im Zusammenhange mit dem Ursprunge der Pars abdominalis des Pectoralis major, mit einem Achsel-Bogen und mit einem seitlichen Reste des Haut-Rumpf-Muskels gefunden worden. Ihre Innervationen finden sich im Einklange mit denen, welche der Haut-Rumpf-Muskel bei niederen Formen zeigt. Unter Berufung auf eine geschlossene Reihe menschlicher Varietäten und vergleichend-anatomischer Tat-

sachen ist für diese Art von Sternalis-Muskeln die Deutung von Resten des Haut-Rumpf-Muskels der Säugetiere gegeben worden. Es ist auf die ganz hervorragende Rolle hingewiesen worden, welche der Haut-Rumpf-Muskel bei allen Säugetieren hinauf bis zu Primaten spielt. Es ist erörtert worden, daß er erst den Anthropomorphen und dem Menschen abhanden gekommen ist, daß er beim Menschen in Resten unter Berücksichtigung aller Umstände für und gegen eine derartige Erklärung sicher nachgewiesen worden ist. Es ist wahrscheinlich gemacht worden, daß eine große Reihe von Sternalis-Bildungen, da sie alle, an Reste eines Haut-Rumpf-Muskels gestellten Forderungen erfüllen, auf ihn zu beziehen sei. Und gerade, weil der Haut-Rumpf-Muskel ein allgemeines Besitztum niederer Säugetiere ist, kann seinem zeitweiligen Auftreten bei Formen, welche ihn eingebüßt haben, nichts Auffälliges zukommen.

Es wird heute anstandslos eingeräumt werden können, daß subcutan gelegene Muskel-Varietäten, welche prästernal oder präpectoral beobachtet und als Sternalis-Arten beschrieben worden sind, entweder auf einfach losgelöste Teile des Pectoralis major oder auf Reste des Haut-Rumpf-Muskels sich beziehen. Man vergleiche die Ausführungen hierüber in dieser Zeitschrift, 33. Bd., 1905[1]).

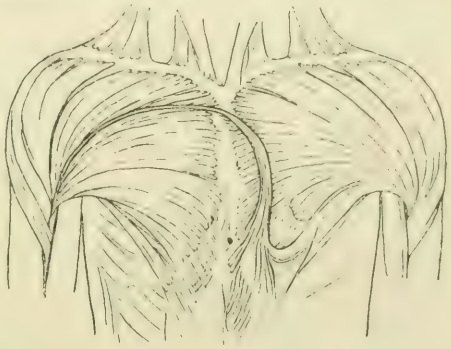
Neue Beobachtungen über den Sternalis dürfen die Kennzeichen, welche für die eine oder die andre Art sprechen sollen, nicht außer acht lassen, ja müssen sie ganz besonders hervorheben, um nicht dem Autor den Vorwurf, in alte Fehler verfallen zu sein, einzutragen. Denn man ist nur dann berechtigt, mit einem einzelnen Objekte, wie mit dem Sternalis, so intensiv sich zu beschäftigen, wenn die strengen wissenschaftlichen Methoden an ihm geübt werden, um dann auch andernorts angewendet werden zu können.

Gerhard Renvall bespricht einen neuen Fall von Sternalis-Bildung im Anatomischen Anzeiger, 35. Bd. 1909, S. 401—407. Der Muskel wird als Abkömmling des rechtsseitigen Pectoralis major gedeutet. Die Unzulänglichkeit dieser Erklärung soll hier dargetan werden, damit die Literatur von einem neuen Wirrsal in der viel umstrittenen Sternalis-Frage befreit werde.

Der Tatbestand wird an der Hand einer »schematischen« Abbildung dargelegt und ist auf der nebenstehenden Figur in allen

[1] Der Haut-Rumpf-Muskel der Säugetiere. Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen.

wichtigen Punkten wegen der Möglichkeit rascher Orientierung wiedergegeben. Er ist, wenn ich das für eine kritische Erörterung Wesentliche herausgreife, folgender. Bei einem Erwachsenen löst sich 2—3 cm von der Oberarm-Insertion des rechten Pectoralis major entfernt vom Muskelbauche ein Bündel los. Es bleibt anfangs mit der Portio clavicularis und der P. sterno-costalis verwebt, sondert sich sterno-clavicularwärts von den Bündeln des Pectoralis major, bleibt dabei aber von der Fascia pectoralis bedeckt. Als sehr dünnes, schmales Bündel lagert es zwischen beiden Pectoralis-Portionen. Vor der Verbindung der 2. Rippe mit dem Brustbein betritt das Bündel die Vorderfläche des letzteren. Es wird hier dicker und bleibt von ihm durch lockeres Bindegewebe getrennt. Der fragliche Muskel erreicht nun die linke Körperseite. An ihr nimmt er eine abgeplattete Form an, breitet sich mehr und mehr aus und erlangt schließlich eine Breite von 2,6 cm. Er verläuft in einem auf- und lateralwärts gerichteten Bogen über den linken Pectoralis major. Der Übergang in sehnige Fasern erfolgt vor der Pars abdominalis des linken Pectoralis major. Die Sehnenfasern vereinigen sich zum Teil mit der Rectus-Scheide vor dem Processus ensiformis.



Wiedergabe der wesentlichen Verhältnisse aus einer Abbildung G. Renvalls. Ein einheitlicher Muskel erstreckt sich über beide Körperseiten; er ist rechts aus einem Bündel des Pectoralis major, links aus einem Sternalis aufgebaut.

Ein ansehnlicherer Abschnitt mehr abgezweigter Sehnenfasern breitet sich über der linken Rectus-Scheide aus und erreicht teilweise die Medianlinie, unter Verwebung mit der Sehnenscheide.

Ein drittes, mehr geschlossenes Sehnenbündel zieht lateral- und aufwärts und geht unter Divergenz seiner Fasern bald in die Fascia pectoralis der linken Seite über.

Die Innervation des als einheitlich beschriebenen, über beide Körperseiten ausgedehnten Muskels bleibt unbekannt.

Renvall deutet ihn als einen Teil des rechten Pectoralis major. Das rechtsseitige Bündel habe seinen Ursprung über das Brustbein

zur linken Körperseite und dann längs der Bahn des linken Bauches bis zur Rectus-Scheide verlagert. Dabei scheinen die Fasern des wandernden sternalen Ursprungsteiles sich verbreitert zu haben, woraus die strahlige Anordnung der Festheftung an der Scheide des Bauchmuskels sich ergebe.

Für das rechtsseitige zarte Bündel trifft Renvalls Deutung ohne Frage das Richtige. Es inseriert am Humerus, liegt zwischen beiden Portionen des rechten Pectoralis major und ist von der Fascia pectoralis bedeckt. Auf den Nachweis der Innervationsverhältnisse kann füglich verzichtet werden. Dieser rechte Abschnitt trägt keinerlei Zeichen einer Sternalis-Bildung; er ist ein ganz gewöhnliches Pectoralis major-Bündel.

Ganz anders steht es um den linken Teil des als einheitlich beschriebenen Muskels. Dieser liegt auf dem Pectoralis major, wie wir es von einem Sternalis verlangen. Er strahlt mit verbreiterter Sehne in der Scheide des geraden Bauchmuskels aus. Auch dieses Verhalten ist von Sternalis-Bildungen sehr wohl bekannt. Außerdem lagert er auf der Muskelbinde des Pectoralis major, was ebenfalls für einen wahren Sternalis zutrifft. — Um nun das rechtsseitige Pectoralis major-Bündel und den linksseitigen Sternalis-Abschnitt berechtigterweise als Einheitlichkeit ausgeben zu können, würden zwei Voraussetzungen erfüllt sein müssen. Erstens muß ganz besonders festgestellt sein, daß die beiderseitigen Abschnitte durch eine sekundäre Verschmelzung nicht zur scheinbaren Einheit geführt haben. Wenn ein Zeichen für eine sekundäre Verbindung nicht hätte festgestellt werden können, so wäre eine solche trotz des fehlenden Nachweises dennoch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, da derartige innige Verschmelzungen ganz verschiedener Muskeln erfahrungsgemäß erfolgen können. Um diesem bei myologischen Forschungen voll berechtigten Einwande zu begegnen, hätte zweitens die Innervation des linksseitigen Muskelabschnittes durch einen Ast der rechten Nervi thoracales anteriores festgestellt werden müssen. Renvall glaubt auf diesen Nachweis verzichten zu dürfen. Dieser Verzicht wäre gerechtfertigt gewesen, handelte es sich nur um die gewöhnliche Beschreibung einer ungewöhnlichen Varietät. Der Verzicht ist jedoch ganz und gar nicht am Platze, wo es sich um eine durchaus ungewöhnliche Deutung des linksseitigen Sternalis als eines Teiles eines aberrierten rechtsseitigen Pectoralis major-Bündels handelt. Die einfache Überlegung fordert hier unabweislich den einzig stützenden Nachweis der Innervation für Renvalls

Deutung des Befundes. Die Kritik fordert unnachsichtig, was in der Beweisführung des Autors fehlt.

Darin liegt denn auch der Grund, daß der Unbefangene den Tatbestand ganz anders deuten kann, als dies durch Renvall geschehen ist.

Es ist möglich, ja sehr wahrscheinlich, daß die beiderseitigen Abschnitte des Muskels durch sekundäre Vereinigung eine nur scheinbare Einheit bilden. Es ist wahrscheinlich, daß der rechte Abschnitt durch rechtsseitige, der linksseitige Abschnitt durch linksseitige Nerven versorgt gewesen ist.

Es ist sicher, daß der rechte Abschnitt ein ganz gewöhnliches, losgelöstes Bündel des Pectoralis major dexter ist. Es ist gewiß, daß der linke Abschnitt einer Varietätenreihe zugehört, deren Glieder wir je einen Sternalis heißen.

Nicht um die Deutung des rechten, sondern um die des linken Abschnittes, des eigentlichen Sternalis, kann es sich nur noch handeln.

Dafür sind diejenigen Kennzeichen an ihm zu bestimmen, welche für die Ableitung eines Sternalis überhaupt irgendwelche Geltung besitzen.

Die Überschreitung der Mittellinie und die Überkreuzung oder die Verbindung mit Muskeln der andern Seite kommen dem Sternalis öfter zu. Die hier vorliegende Vereinigung des Sternalis mit einem Bündel des Pectoralis major dexter wird von einem Kenner myologischer Verhältnisse aus den angegebenen Gründen nie als Zeugnis der Herkunft angesprochen werden.

Hingegen ist das Ausstrahlen der verbreiterten Sehnenplatte zur Rectus-Scheide sehr bemerkenswert! Es erfolgt in der Höhe der Ursprungsstelle der Pars abdominalis des linken Pectoralis major und auf derselben. Die Sehnenbündel befestigen sich vor dem Schwertfortsatze mit der Rectus-Scheide, breiten sich weiter abwärts über der letzteren bis zur Medianlinie aus und verweben sich schließlich mit ihr.

Die Fasern dieser Sehnenplatte des linken Sternalis liegen in der Richtung und oberflächlich der Ursprungsbündel der Pars abdominalis des Pectoralis major. Einige von ihnen werden mit letzteren des parallelen Verlaufes wegen innigst verbunden gewesen sein, und zwar die in der Nähe des Schwertfortsatzes befindlichen. Die schematische Abbildung deutet die enge Beziehung beider zueinander an.

Alle diese Merkmale sind sehr ausführlich und unter besonderer Hervorhebung an Fällen von Sternalis beschrieben und als Zeugnisse für dessen Herkunft vom Haut-Rumpf-Muskel gedeutet worden. Dabei ist auf schwerwiegende, den Achselbogen betreffende Beziehungen dieser Sternalis-Arten hingewiesen worden. Da die gravierenden Merkmale der Zusammengehörigkeit des Sternalis mit der Pars abdominalis an dem Renvallschen Falle in unveränderter Weise wieder auftreten, so dürfen sie auch mit gleichem Rechte und in gleichem Sinne für die Haut-Rumpf-Muskelnatur des Sternalis verwertet werden. Die Begründung hierfür ist an entsprechender Stelle zu finden[1]. Ich halte sie noch heute für streng wissenschaftlich, da die vergleichend anatomischen Tatsachen nirgends außer acht gelassen worden sind. Renvall hat jene Auseinandersetzungen nicht in den Kreis seiner Erörterungen gezogen. Das ist bei wiederholter Besprechung so schwieriger und oft behandelter, grundlegender Fragen eine, wie ich meine, nicht zu rechtfertigende Unterlassung.

Der neue Befund ist ein treffendes Beispiel für den Zusammenhang eines Sternalis mit der Pars abdominalis des Pectoralis major und für die Möglichkeit, ihn mit der Haut-Rumpf-Muskulatur in genetischen Verband zu setzen.

Beschreibung und Deutung des Befundes durch den Autor haben zu einer Vertiefung der Sternalis-Frage nicht beigetragen.

Es bedeutet einen Rückfall in frühere Zeiten, wenn ein linker Muskel ohne triftige Gründe aus einem rechtsseitigen abgeleitet wird, wenn die geringen Fortschritte in der ganzen Frage unberücksichtigt bleiben.

Bei genauerer Untersuchung der Richtung von Sehnenbündeln, welche sich als dreieckig auf der Figur dargestellte Platte lateralwärts an die Rectusscheidenbündel anschließen, wären vielleicht andre wichtige Indizien für die Herleitung des Sternalis vom Haut-Rumpf Muskel zutage getreten. Die dreieckige Sehnenplatte lagert nämlich der Pars abdominalis des Pectoralis major auf. Die Spitze ist lateral-aufwärts, die Basis abdominalwärts gelagert. Die unteren Randteile der Platte schlagen die Richtung der Pectoralis-Bündel ein; sie können als Reste eines von der Pars abdominalis des Pectoralis major ableitbaren Haut-Rumpf-Muskels sehr gut verstanden

[1] Zusammenhang des M. sternalis mit der Pars abdominalis des M. pectoralis major und mittels dieser mit dem Achselbogen. Morphol. Jahrb. 33. Bd. 1905. S. 348—373.

werden. Sie haben nach Lage und Ausdehnung gleiche Eigenschaften, wie die auf Fig. 3 und 2 des Aufsatzes (1905) dargestellten, mit einem Achselbogen zusammenhängenden Stränge, wie das auf Fig. 1 daselbst abgebildete, quere Fascienbündel.

Die oberen, bogenförmig vom Sternalis des Renvallschen Befundes zur Spitze der Sehnenplatte ziehenden Sehnenbündel lassen eine verschiedene Deutung zu, auf deren Erörterung einzugehen wäre, wenn die genaueren Verlaufsverhältnisse der einzelnen Züge bekannt wären.

Die einzigen, sicheren für die Abstammung in Betracht kommenden Merkmale an dem von Renvall beschriebenen Sternalis stimmen mit denjenigen überein, welche für die Haut-Rumpf-Muskelnatur Zeugnis ablegen. Will man Einsprache dagegen erheben, so ist eine ganz andre Behandlung des Gegenstandes erforderlich, als sie tatsächlich in dem Aufsatze vorliegt.

Untersuchungen über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere.

Von

Prof. **A. J. P. v. d. Broek**

in Utrecht.

Mit 52 Figuren im Text und Tafel V u. VI.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit bringt die Resultate einer Untersuchung über den Bau und die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane der Beutler.

Ich war in der Lage, dieses Organsystem an einem reichhaltigen Materiale, sowohl erwachsener Tiere wie Beuteljungen, zu studieren und kam zu Resultaten, welche, wie es mir vorkommt, auch für die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane, speziell der Säugetiere, gewisse Bedeutung haben. Ich werde in dieser Arbeit hauptsächlich eine systematische Beschreibung der verschiedenen zusammensetzenden Teile des Genitalapparates geben; im Anschluß daran werde ich eine allgemeine Besprechung geben über den Bau und die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Marsupialier und sein Verhalten zu dem der Monotremen, niederen Vertebraten und der placentalen Säuger. In diesem letztgenannten Teil werde ich sowohl männlichen wie weiblichen Geschlechtsapparat behandeln; von den weiblichen Geschlechtsorganen gab ich früher schon eine systematische Beschreibung (4) ebenso wie über einige entwicklungsgeschichtliche Erscheinungen (5). Die vorliegende Arbeit wurde größtenteils im anatomischen Institut der Universität zu Amsterdam fertiggestellt. Herrn Prof. Dr. L. Bolk, meinem damaligen Lehrer, bringe ich hier gerne meinen aufrichtigen Dank dar für die Überlassung des Materials vom Institut, sowie für seine Unterstützung und sein Interesse an der Arbeit.

Weiter spreche ich den Herren, welche mir durch das Abgeben von Untersuchungsmaterial behilflich gewesen sind, meinen besten Dank aus. Vor allem bin ich Herrn Prof. Dr. A. Fleischmann in Erlangen für die Überlassung eines sehr reichhaltigen Materiales von Beuteljungen und von Serien sehr verpflichtet. Durch seine Liberalität war ich in der Lage, vieles an aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu studieren.

Den Herren Prof. Dr. Sluiter, dem Direktor des Zoologischen Institutes in Amsterdam, sowie den Herren Geheimrat Prof. Dr. Fürbringer in Heidelberg und Prof. Dr. G. Schwalbe in Straßburg sage ich meinen herzlichen Dank für die freundliche Unterstützung durch die Abgabe von Untersuchungsmaterial.

Eine historische Übersicht über die Arbeiten, welche sich mit dem Thema dieser Untersuchungen beschäftigen, ist überflüssig. Die sehr zerstreuten Angaben und kurzen Notizen werden bei den speziellen Beschreibungen Berücksichtigung finden. Ich gebe untenstehend eine Übersicht des von mir untersuchten Materiales.

I. Didelphyidae.

Didelphys (spec.).

Beuteljunge: 3,8 cm, 10,2 cm, 13,0 cm, 15 cm.

Erwachsen.

II. Dasyuridae.

Dasyurus.

Beuteljunge 1,9 cm, 5,3 cm.

Erwachsen.

Phascologale.

Erwachsen.

Sminthopsis crassicaudatus.

Erwachsen.

III. Peramelidae.

Perameles.

Beuteljunge 5 cm, 11 cm.

Erwachsen(?) (25 cm).

IV. Phascolarctidae.

Phascolarctos cinereus.

Erwachsen.

Phascolomys.

Erwachsen.

V. Phalangeridae.

a) **Phalangerinae.**

Phalangista vulpina.

Beuteljunge 1,2 cm, 2,4 cm, 3,7 cm, 11,5 cm.

Erwachsen.

Acrobates pygmaeus.

Erwachsen.

Trichosurus vulpecula.

Beuteljunge 3,2 cm.

Erwachsen.

b) **Hypsiprymnodontinae.**

Hypsiprymnus rufescens.

Beuteljunge 6,3 cm, 8 cm, 14 cm.

Erwachsen.

c) **Macropodinae.**

Halmaturus Benetti. H. ualabatus.

Erwachsen.

Halmaturus thetidis.

Beuteljunge 1,75 cm, 2,2 cm, 2,8 cm, 3,2 cm, 10,5 cm, 16,4 cm, 18,5 cm, 19 cm.

Erwachsen.

Petrogale penicillata.

Erwachsen.

Macropus ruficollis.

Beuteljunge 3,4 cm.

Erwachsen.

Äußere Geschlechtsorgane.

Die äußeren Geschlechtsorgane besitzen eine so große Mannigfaltigkeit der Form, daß ihnen ein bestimmter taxonomischer Wert zuzuerkennen ist.

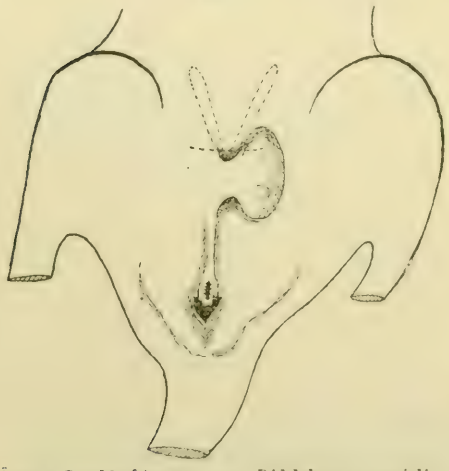
Mit Ausnahme einiger Formen, nämlich *Dasyurus* und *Phascologale*, ist beim erwachsenen Tiere von dem Copulationsorgane in nicht erigiertem Zustande nichts zu sehen; es liegt in einer mehr oder weniger tiefen Tasche, Penistasche, versteckt. Erst allmählich wird dieser Zustand während der Entwicklungsgeschichte erreicht, so daß es geboten ist, bei der Beschreibung der äußeren Genitalien auch kurz ihre Entwicklung ins Auge zu fassen. Bei den kleinsten Beuteljungen, welche zur Untersuchung gelangten, hatte sich die geschlechtliche Differenzierung schon vollzogen.

Den Phallus bildet ein kurzer, etwa konischer Zapfen auf der oralen Seite des Ringwalles, welcher das Ectodäum (ect. Cloake) umgibt. Fig. 1—3 auf Taf. V geben die äußeren Geschlechtsteile von *Perameles* (Fig. 1), *Hypsiprymnus* (Fig. 2) und *Halmaturus* (Fig. 3) wieder. Von diesem Zustande, wie ich ihn mit nur ganz geringfügigen Unterschieden bei allen untersuchten Formen antraf, schlägt die weitere Entwicklung verschiedene Wege ein, so daß es geboten ist, die verschiedenen Species nacheinander kurz zu beschreiben.

Bei *Didelphys* wird zunächst die erst einfache Öffnung des Ectodäums in zwei hintereinander gelagerte Ostien zerlegt durch die Bildung eines (definitiven) Dammes, welcher ein schmales, transversal gestelltes Septum bildet (Fig. 1).

Durch zwei Prozesse gelangt der, erst frei hervorragende Penis in seine Penistasche. Er wird erstens allmählich umwachsen durch zwei Fortsätze der seitlichen Ectodäumwandung, welche ihn schließlich gänzlich umhüllen. Zweitens kommt wahrscheinlich ein Teil der Penistasche zustande durch Einwachsen einer Glandarlamelle. Indem dann der Penis durch die in seinem Verlaufe auftretende Knikkung erheblich verkürzt wird, kommt er tief in die Penistasche versteckt zu liegen.

Fig. 1.



Äußere Geschlechtsorgane von *Didelphys marsupialis*.

Beim erwachsenen Tiere sehen dann die äußeren Geschlechtsteile aus, wie Fig. 1 sie wiedergibt. Auf einer hügelartigen Vorragung, welche ich Colliculus urogenitalis nennen will, erblickt man zwei ziemlich große, hintereinander gelagerte Ostien, die Öffnungen von der Penistasche und vom Rectum bzw. Proctodäum. Vom vorderen Rande des Geschlechtshügels ausgehend und auf die vordere Bauchdecke zu verfolgen bis kurz an das Scrotum ist eine median gestellte Falte zu beobachten, welche vielleicht mit der Penistaschenbildung in Zusammenhang steht (vgl. weiter unten).

Ganz anders gestalten sich die äußeren Geschlechtsteile von *Dasyurus* und *Phascologale*.

Bei *Dasyurus*, auf Fig. 2 wiedergegeben, liegt kurz vor der Schwanzwurzel der sehr hohe und konische Colliculus urogenitalis, dessen orale Wand sich in den langen cylindrischen Penis (mit Penistasche) fortsetzt.

Fig. 2.

Äußere Geschlechtsorgane von *Dasyurus Geoffroyi*.

Der Anus steht weit geöffnet, zwischen ihm und dem Penis liegt ein ziemlich kurzes Perineum. Man konnte bei dieser Form fast von einem Penis pendulus reden. Aus der äußeren Öffnung der Penistasche treten zwei Fortsätze zum Vorschein, der anal gelagerte ist der eigentliche Penis, der andre stellt einen aparten Schwellkörper dar (vgl. weiter unten).

Phascologale differiert insofern von *Dasyurus*, als ihm der genannte Schwellkörper fehlt; dagegen sind die Penisenden getrennt. *Sminthopsis*, auch ein Vertreter der Dasyuridae, besitzt ganz anders geformte äußere Geschlechtsteile und zeigt mehr Formübereinstimmung mit den Peramelidae. Beim *Perameles* von 5 cm ragt, wie Fig. 1 auf Taf. V zeigt, der Phallus noch als ein konischer Zapfen frei hervor. Allmählich wird er in der vorderen Wand des Ectodäums eingeschlossen. Beim Tierchen von 11 cm ist noch gerade die Penisspitze sichtbar, beim erwachsenen Tiere ist er ganz von der Oberfläche verschwunden.

Fig. 3.

Äußere Geschlechtsorgane von *Perameles obesula*. 25 cm.

Der kleine Colliculus urogeni-

talis zeigt dann eine einzige, etwa trapezförmige Öffnung (Fig. 3). Diese führt in ein kurzes Ectodäum (ectod. Cloake), in dessen Tiefe man die Öffnungen von Proctodäum und Harnröhre erblickt.

Ebenso wie *Perameles* besitzen die Phascolarctidae ein kurzes Ectodäum, dessen Öffnung auf der Mitte des umfangreichen, aber niedrigen Geschlechtshügels liegt. Phalangerinae und Macropodinae sind einander sehr ähnlich; von ihnen abweichend gestaltet sich *Hypsiprymnus*.

Beim *Hypsiprymnus*-Beuteljungen von 63 mm zeigt der Ringwall

Fig. 4.

Äußere Geschlechtsorgane von *Hypsiprymnus rufescens*.

des Ectodäums nicht eine, sondern zwei Vorragungen, einander gerade gegenübergestellt. Die orale ist der Phallus, die rectale werde ich als Drüsenorgan unterscheiden. (Fig 2*a*, Taf. V.)

Beide Vorragungen wachsen zunächst stark in die Länge; jedoch werden sie dabei allmählich vom Ringwalle des Ectodäums umwachsen. Beim Tierchen von 14 cm sitzen sie nicht mehr auf dem Ringwall, sondern ragen aus der äußeren Ectodäumöffnung hervor (Fig. 2*b* auf Taf. V). Beide Organe sind jetzt etwas gekrümmt und liegen einander dicht an. Nach und nach verschwindet, wohl hauptsächlich durch Vergrößerung des Ectodäums, der Penis von der Körperoberfläche. Beim erwachsenen Tiere finde ich einen Zustand, wie Fig. 4 ihn wiedergibt.

Der sehr hohe und konisch gestaltete Colliculus urogenitalis besitzt eine spaltförmige Öffnung, aus welcher ein dünnes und spitz zulaufendes Organ hervorsteht. Es ist der rectalen Seite der Öffnung angelagert und stellt das mehrgenannte Drüsenorgan vor. Vom Begattungsorgane ist nichts zu sehen.

Die spaltförmige Öffnung führt in ein sehr kurzes Ectodäum.

Bei den Macropodinae biegt der Phallus bei kleinen Beuteljungen rectalwärts um und bedeckt dadurch teilweise die äußere Ectodäumöffnung.

Der Phallus wächst erheblich in die Länge und bleibt ziemlich lang äußerlich sichtbar, beim Beuteljungen von 18 cm ragt er noch ganz frei aus. Das Ectodäum hat sich inzwischen schon in Proctodäum und (ectodermalen) Sinus urogenitalis getrennt, so daß das Perineum beim Tierchen von 18 cm schon die Körperoberfläche erreicht hat.

Schließlich verschwindet auch bei den Macropodinae das Begattungsglied von der Körperoberfläche und liegt dann in der Penistasche versteckt.

Der Colliculus urogenitalis ist beim erwachsenen Tiere ziemlich hoch und ungefähr cylindrisch; er trägt, durch ein breites Perineum getrennt, die Öffnungen von Penistasche und Proctodäum.

Einmal, nämlich bei einem *Onychogale*, fand ich ein kurzes Ectodäum.

Muskulatur.

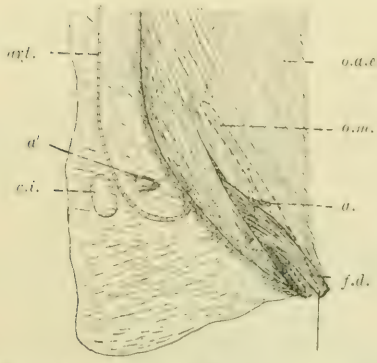
Die Beschreibung derjenigen Muskeln, welche mit dem Urogenitalapparat in irgend eine Beziehung treten, geschieht am besten in zwei Abteilungen, nämlich 1) Muskeln der vorderen Bauchdecke und ihre Produkte und 2) Muskulatur der äußeren und inneren Geschlechtsorgane.

1. Es ist nicht meine Absicht, eine Myologie der vorderen Bauchdecke männlicher Beuteltiere zu geben, sondern nur die Aufmerksamkeit auf Muskeln oder Muskelteile zu lenken, welche mit dem Genitalapparat, speziell dem Funiculus spermaticus, in Beziehung stehen.

Nach Wegnahme der Haut der vorderen Bauchdecke fällt zunächst der M. subcutaneus abdominis auf. Er erreicht bei männlichen Beutlern nicht den Grad der Entfaltung wie bei weiblichen Tieren. Seine untere Grenze finde ich, gleichwie Katz bei *Dasyurus*, in der Höhe des Überganges vom Scrotum in die Bauch-

decke (*Dasyurus*, *Hypsiprymnus*, *Phascolomys*, Macropodinae). Das Scrotum wird meistens durch einige circuläre Bündel umgeben. Nur bei *Didelphys* sah ich auch caudal vom Scrotum einige transversal verlaufende Faserbündel. Genaue Präparation lehrt, daß der Hautmuskel sich caudalwärts fortsetzt in ein wohlentwickeltes Fascienblatt, welches sich bis zum Beckenrande verfolgen läßt. Diese Fascie ist wahrscheinlich als Rudiment des untersten Teiles des Hautmuskels aufzufassen. Einen Zusammenhang zwischen Hautmuskel und M. sphincter cloacae, wie ich ihn bei einem weiblichen *Halmaturus* beschrieb, habe ich bei männlichen Tieren niemals gefunden.

Fig. 5.



Vordere Bauchdecke von *Macropus dorsalis*. M. subcutaneus abdominis umgeklappt. *o.a.e.* M. obl. ext.; *o.m.* Os marsupii; *a*, *a'* Abgeschnittene Enden der Abzweigung von M. cremaster; *c.i.* Corpus inguinale; *art.* Art. epig. inf. superficialis.

Spaltet man Hautmuskel und Fascie in der Medianlinie und klappt sie zurück, dann treten einige bemerkenswerte Verhältnisse zutage.

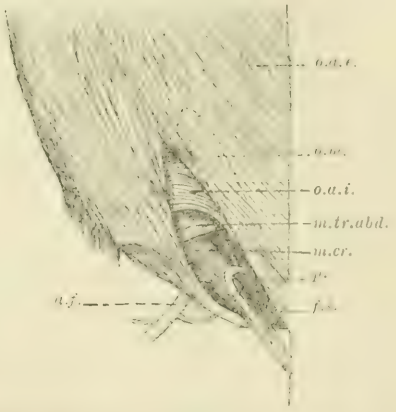
Bei den meisten der hierauf hin untersuchten Formen liegt der Innenfläche des M. subcutaneus abdominis eine größere oder kleinere Lymphdrüse an, wie sie von Weber (30) als Corpus inguinale bei *Phascolomys* beschrieben wurde. Ich fand eine solche Drüse bei *Didelphys*, *Dasyurus*, *Phascologale*, *Phascolarctos*, *Phascolomys*, Phalangeridae, also bei mehr Formen als Weber, der sie nur bei *Phascolomys* beobachtete. Die Unterschiede liegen vielleicht in den Verhältnissen der Muskulatur zur besagten Drüse. Gleichwie Weber fand ich eine Abzweigung des M. cremaster, welche die Drüse erreicht, nur bei *Phascolomys cinereus*. Daß Muskelfasern zwischen M. cremaster und Corpus inguinale auch bei andern Formen vorkommen können, beweist Fig. 5 von *Macropus dorsalis*. Hier zweigen sich die medialsten Fasern des M. cremaster ab (in der Figur abgeschnitten) und begeben sich zum Hautmuskel (Fig. 5*a*, *a'*), woselbst sie in bestimmtem Abstand vom Corpus inguinale inserieren, davon getrennt durch die Arteria epigastrica inferior superficialis (Grenzgefäß des Marsupialfeldes von Klaatsch). Obwohl die Drüse hier also noch innerhalb des Marsupialfeldes liegt, kann ich sie, hauptsächlich auch wegen ihres Vorkommens beim weiblichen Geschlechte

(*Dasyurus*, *Macropus*) nicht als Rudiment oder Rest einer transformierten Milchdrüse betrachten. Ausführlicher habe ich meine Belege für diese Meinung in einer früheren Arbeit dargelegt (l. c. S. 390).

Der Annulus inguinalis externus stellt bei fast allen untersuchten Formen eine längliche, von lateral oben nach medial unten verlaufende spaltförmige Öffnung im sehnigen Teile des M. obliquus abdominis externus dar (Fig. 5 von *Macropus*).

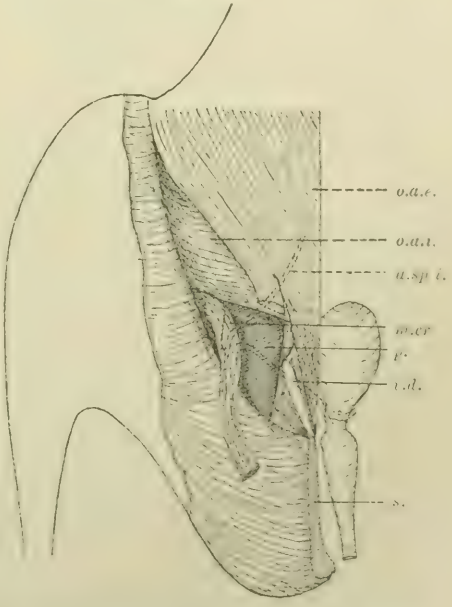
Nur bei *Didelphys* und bei *Phascolomys* traten die beiden Muskelteile weiter auseinander, wodurch sie bei *Didelphys* eine ovale, bei *Phascolomys* eine große und fast runde äußere Inguinalöffnung umranden (vgl. Fig. 6 von *Didelphys*). *Didelphys* bildet weiter noch eine Ausnahme insofern, als bei ihm der M. transversus abdominis weiter caudalwärts reicht als der M. obliquus abdominis externus, mithin schon im Annulus inguinalis externus sichtbar ist. Nach Wegnahme des M. obliquus abdominis externus erblickt man eine etwa dreieckige und große Fläche, wo das Peritoneum (bzw. die Fascia transversa abdominis) sicht-

Fig. 6.



Vordere Bauchdecke von *Didelphys marsupialis*. *f.s.* Funiculus spermaticus; *o.a.e.* M. obl. abd. ext.; *o.a.i.* M. obl. abd. int.; *m.tr. abd.* M. transv. abdom.; *m.cr.* M. cremaster; *a.f.* Art. femoralis; *o.m.* Marsupialknochen; *p.* Peritoneum.

Fig. 7.



Vordere Bauchdecke von *Onychogale lunatus* nach Wegnahme des M. obl. abdom. ext. *o.a.e.* M. obl. abd. ext.; *o.a.i.* M. obl. abd. int.; *a.sp.i.* Art. spermatica int.; *p.* Peritoneum; *v.d.* Vas deferens; *s.* Symphyse.

bar ist: von einem Inguinalkanal kann also kaum die Rede sein. Diese dreieckige Fläche wird begrenzt vom unteren Rande des M. obliquus abdominis externus, Beutelknochen mit den daran inserierenden Muskeln und Beckenrand. Deutlich zutage tritt sie in Fig. 7, wo die vordere Bauchdecke von *Onychogale lunatus*, nach teilweiser Fortnahme des M. obliquus abd. ext. dargestellt ist. Aus der Mitte ungefähr der peritonealen Oberfläche (Ann. inguin. internus tritt das Vas deferens zum Vorschein, um sich in bogenförmigem Verlauf zum Scrotum zu begeben (Fig. 7).

Vom unteren Rande des M. transversus abdominis, fast als selbständiger Muskel vom Beckenrande entspringend, kommt der M. cremaster und legt sich, in einem schräg caudo-medialen Verlauf erst an der lateralen Seite des Vas deferens an, um es allmählich zu umhüllen (vgl. Fig. 6 u. 7). Ich brauche nicht mehr den Nachdruck auf die Tatsache zu legen, daß der Muskel nur aus Transversusfasern besteht. Der M. obl. abd. int. nimmt an ihm keinen Anteil.

Von oben und medial her kommt die Art. spermatica interna, die sich im Funiculus spermaticus lateral an den Ductus deferens anlegt (Fig. 7*a.sp.i*). Das Vas deferens wird bei seinem Durchtritte durch die innere Leistenöffnung von einem Proc. vaginalis peritonei begleitet (vgl. Peritoneum). Vollständigkeitshalber möchte ich an dieser Stelle darauf hinweisen, daß ich auch bei einem erwachsenen weiblichen *Halmaturus ruficollis* einen ziemlich kräftig ausgebildeten Proc. vaginalis peritonei (Diverticulum Nuckii) antraf, welcher das Lig. uteri teres begleitete. Der M. compressor mammae schmiegte sich, von lateral oben kommend, dieser peritonealen Ausstülpung an, indem das Lig. uteri rotundum, allmählich schwächer werdend, eine gewisse Strecke auf die Oberfläche des M. compressor mammae verfolgbar war.

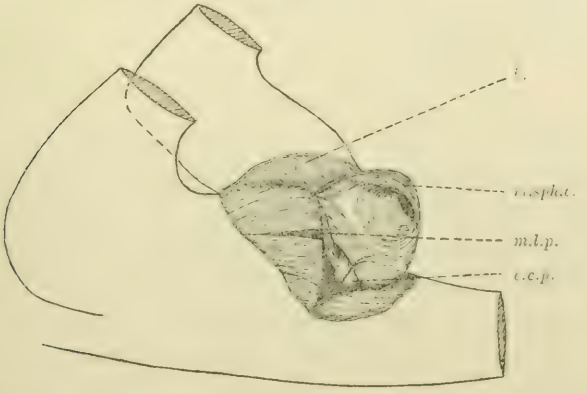
Bekanntlich konnte Katz diese Beziehung des Compressor mammae (Homologon des M. cremaster) zu einem Proc vagin. peritonei nicht konstatieren, und auch Klaatsch glückte es nur, das kurze Auftreten eines Diverticulum Nuckii bei *Perameles* nachzuweisen. Ich erblicke in der oben mitgeteilten Beobachtung eine weitere Stütze für die Annahme von der Homologie zwischen M. cremaster und M. compressor mammae.

Der M. cremaster begleitet den Samenstrang bis ins Scrotum und strahlt da hauptsächlich auf die laterale Oberfläche der Tunica vaginalis (propria) des Testikels aus.

2. Muskeln der äußeren und inneren Genitalien. Es kommen hier zu allererst in Betracht der M. sphincter cloacae und seine Produkte.

Die aus dem Beckenausgange hervorragenden Geschlechtsorgane und das Ende des Rectums samt dem Ectodäum werden von einer ringförmigen Muskelschicht umgeben, welche als M. sphincter cloacae bekannt ist. Der Namen Sphincter trifft jedoch nur zu für den meist peripheren Teil der Muskelschicht, welche die äußere Öffnung des Geschlechtshügels umgibt; die mehr dem Beckenausgange genäherten Bündel inserieren beiderseits am Schambeinast (*Didelphys*, *Dasyurus*, *Phascologale*, Phalangeridae) oder sie heften sich an die

Fig. 8.



Didelphys marsupialis. *b*. Oberschenkelmuskulatur; *m.sph.c.* M. sphincter cloacae; *m.l.p.* Teil des M. levator penis; *c.c.p.* Corpus cavernosum penis.

Oberfläche der Tunica albuginea der Schwellkörper (*Phascolomys*). Bei *Phascolomys* zweigt sich an der dem Schwanze zugekehrten Seite des Sphincters jederseits ein breites Bündel ab, das zum rudimentären Schwanz verläuft und sich daselbst anheftet. Äußerlich tritt bei *Didelphys* neben der Anheftung des M. sphincter cloacae ein zweiter Muskel zutage, der dem Beckenrande entlang zieht und sich an der Oberfläche des M. ischio cavernosus festheftet. Diese Muskelpartie bildet ein Teil des M. levator penis (Cunningham).

In der Medianlinie verläuft zwischen M. sphincter cloacae und Symphyse ein Bündel von straffen Bindegewebsfasern, welches ich, in Übereinstimmung mit der Bezeichnung im weiblichen Geschlechte, Lig. suspensorium nenne. Am stärksten entwickelt ist es bei *Dasyurus*. Bei diesem Tiere geht von der Symphyse eine starke platte Sehne ab, welche sich in zwei Hälften spaltet, die jederseits

des M. levator penis auf den M. sphincter cloacae inserieren. Hiermit wird für die speziell bei *Dasyurus* sehr weit aus dem Beckenausgange heraushängenden Genitalien (vgl. Fig. 4) ein starker Befestigungsapparat geschaffen.

Die übrigen, mit dem Geschlechtsapparate in Zusammenhang stehenden Muskeln sind die folgenden:

1. M. retractor penis.
2. M. levator penis.
3. Muskelchen an der Innenseite der Symphyse.
4. M. bulbo-cavernosus.
5. M. ischio-cavernosus.
6. Muskelkapseln der Gl. Cowperi.
7. Muskelkapseln der Gl. anales.
8. M. recto-caudalis.

1. M. retractor penis.

Der Name M. retractor penis wurde zuerst von CUNNINGHAM (7) angewendet, anstatt des älteren Namens M. retractor cloacae. Er ist zutreffender, zumal der Muskel mit der eigentlichen Cloake (Ectodäum) nichts zu schaffen hat, auch kein Produkt des M. sphincter cloacae ist. Er entspringt gewöhnlich mit einer platten schmalen Sehne beiderseits der Medianlinie in der Mitte der Höhe vom Sacrum und begibt sich von hier schräg caudo-ventralwärts, passiert das Rectum und heftet sich an den Penis fest in der Höhe der Knickung in diesem Organe. Bei mikroskopischer Untersuchung stellt sich heraus, daß er, der fibrösen Wand des Penis entlang verlaufend, fast bis zur Spitze verfolgbar ist. Bei seiner Kontraktion wird er den herausgestreckten Penis in seine Tasche zurückziehen können.

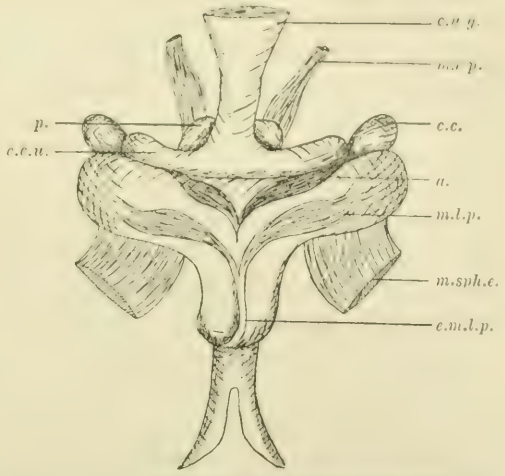
Der Muskel besteht aus glatten Muskelfasern, kann mithin kein Produkt des M. sphincter cloacae sein, sondern muß zur Muskulatur der Eingeweide gerechnet werden.

Über seine Genese kann ich folgendes sagen. Bei einem *Halmaturus*-Beuteljungen von 17,5 mm fand ich den Muskel noch nicht gut entwickelt, es lag lateral vom Rectum ein Zellhaufen, der den Verlauf des späteren Muskels angab, höchstwahrscheinlich als seine Anlage betrachtet werden mußte; beim 22 mm großen Beuteljungen war der Muskel nachzuweisen und verlief unabhängig von der Rectalmuskulatur. Bei älteren Beuteljungen war er völlig differenziert. Wahrscheinlich entsteht er unabhängig von der Rectalmuskulatur.

2. M. levator penis.

Nach Fortnahme des M. sphincter cloacae erblickt man auf der ventralen Fläche des Penis in der Medianlinie einen paarigen Muskel, den M. levator penis (Fig. 9 und 10). Peripher geht er in eine bisweilen paarige (*Phascolomys*), jedoch meistens unpaare Sehne über, welche caudal von der Knickung des Penis, in dessen bindegewebiger Hülle inseriert. Auf der Querschnittserie ist er noch weit peripherwärts, fast bis zur Spitze, verfolgbar.

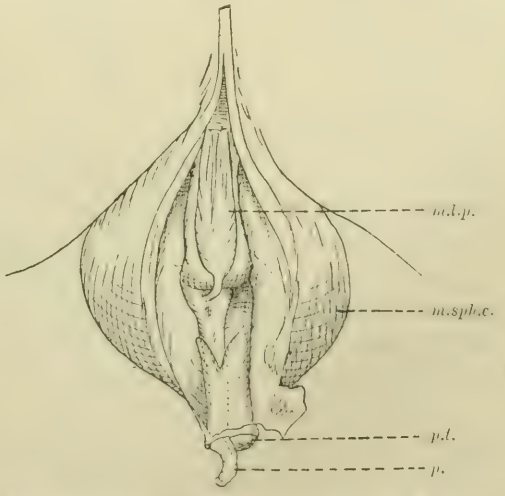
Fig. 9.



Männliche Geschlechtsorgane von *Didelphys marsupialis*, von ventral gesehen. *m.r.p.* M. retractor penis; *p.* Umbiegungsstelle des Penis; *c.c.* Cowpersche Drüsen; *m.l.p.* M. levator penis; *m.sph.c.* M. sphincter cloacae; *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *c.c.u.* Corp. cavern. urethrae.

Nach oben zu verlaufen die beiden Muskeln, erst eng aneinander gelagert, in der Medianlinie, indem sie unterhalb der Symphyse lateralwärts abbiegen, um muskulös an der Tunica albuginea des Corpus cavernosum penis sich festzuheften. Nach Owen (25) und Eggeling soll dieser Muskel nur denjenigen Beutlern zukommen, welche eine gespaltene Glans penis besitzen. In Übereinstimmung mit Cunningham (*Thylacinus*, *Cuscus*) und Young (*Phascolarctos*) finde ich ihn auch bei solchen Formen, deren Penisende ungeteilt ist. Die Wirkung des Muskels kann, wie ich meine, nur darin bestehen, die Krümmung, welche im Ruhezustand des Penis besteht, auszugleichen.

Fig. 10.



M. Levator penis von *Dasyurus Geoffroyi*. *m.l.p.* M. levator penis; *m.sph.c.* M. sphincter cloacae; *p* Schwellkörper; *p.t.* Penistasche.

Damit wird der Muskel jedoch mehr zu einen Protusor penis als zu einem Levator.

Ein wenig abweichend verhält sich der Muskel bei *Dasyurus* Fig. 10. Hier entspringt er von der Tunica albuginea des Corpus cavernosum penis kurz neben der Medianlinie, vereinigt sich sodann mit dem anderseitigen zu einem Muskel, dessen schmale Sehne nicht im eigentlichen Penis, jedoch in der Wand des oral davon in der Penistasche liegenden Schwellkörpers (vgl. Kap. Penis) ihr Ende hat.

3. Muskelchen an der Innenseite der Symphyse.

Bei *Didelphys marsupialis* fand ich, oral von dem M. levator penis, ein zweites, ebenfalls paariges Muskelchen (Fig. 9*a*). Es verläuft an der Innenseite des Beckenrandes, im Gegensatze zum M. levator penis, der an der Außenseite liegt. Sein Ursprung liegt an der Innenseite des Corpus cavernosum penis, von da an verläuft es zur Medianlinie, verbindet sich mit dem anderseitigen zu einer kurzen medianen Sehne, welche in das Gewebe der ventralen Penisfläche verschwindet. Die Bedeutung dieses Muskelchens ist mir nicht klar geworden, vielleicht ist es eine Variation des M. levator.

4. M. bulbo-cavernosus

und

5. M. ischio-cavernosus.

Diese beiden Muskeln bilden stark entwickelte Hüllen für die Bulbi des Corpus cavernosum urethrae und der Corpora cavernosa penis. Ich belege sie mit den Namen bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus, in Übereinstimmung mit Cunninghams Beschreibung. Diese Bezeichnung scheint mir zutreffender als die von Eggeling vorgeschlagenen Namen: M. compressor bulbi corporis spongiosi und M. erector penis, die er gebrauchte, weil ihm die morphologische Bedeutung dieser Muskeln und ihre Homologie mit den gleichnamigen Muskeln der menschlichen Anatomie nicht gesichert vorkam.

Die Mm. ischio-cavernosi umhüllen die Bulbi der Corpora cavernosa penis gänzlich, so daß deren Albuginea nicht unmittelbar mit dem Ischium in Verbindung ist. Einen Zusammenhang der Albuginea des Schwellkörpers mit dem Ischium, wie Sack (27) ihn für *Phascologale* angibt, traf ich niemals. Auch die Verbindung zwischen M. ischio-cavernosus und Sitzbein ist oft eine ziemlich lockere, die wenigen verbindenden Muskelfasern gestatten leicht eine Lösung der Muskel-

kapsel. Nur bei *Phascolomys* ist die Verbindung eine ziemlich feste. Bei Phalangeridae sind die Mm. ischio-cavernosi nur mittels Bindegewebe am Sitzbeine befestigt, die Bulbi also vollkommen frei. Dasselbe berichten Young und auch Eggeling von *Phascolarctos*, Cowper von *Didelphys*.

6. u. 7. Die Cowperschen Drüsen, sowie die Analdrüsen sind von Muskelkapseln umschlossen. Die Umhüllung der Cowperschen Drüsen wurde von Paulet (26) mit dem Namen »M. compressor glandulae Cowperi« belegt. Ein besonderer Namen scheint mir überflüssig, da sonst auch die Muskulatur der Gl. anales mit einem ähnlichen Namen belegt werden muß. Sowohl die Muskelumhüllungen der Gl. Cowperi wie diejenigen der Analdrüsen sind, wie die Ontogenie lehrt, als Abspaltungsprodukte des M. sphincter cloacae aufzufassen. Dasselbe gilt, worauf bereits Eggeling hingewiesen hat, für die Muskelumhüllungen der Bulbi von dem Corpus cavernosum urethrae und von den Corpora cavernosa penis.

8. Schließlich muß noch der M. recto-caudalis (coccygeus) genannt werden. Dieser besteht aus glatten Muskelelementen, welche sich aus der Längsmuskulatur des Rectums lösen und sich zum Schwanze begeben, um da neben der Medianlinie zu inserieren. Diese Abspaltung der glatten Rectalmuskulatur scheint nicht regelmäßig vorzukommen, ich vermißte sie immer bei Macropodinae. Eggeling vermißte den Muskel bei einem jungen *Phascolomys wombat*; bei einem ausgewachsenen *Phascolomys cinereus* war er kräftig entwickelt und inserierte am Schwanzrudimente.

Peritoneum.

Beim Bauchfelle haben wir zu unterscheiden: a) das Verhalten in der Bauchhöhle, b) dasjenige im Scrotum.

a) In der Bauchhöhle sind die Verhältnisse sehr einfache.

Die Blase ist mittels dreier Ligamente mit der Bauchwand verbunden. Ventral liegt zwischen Blase und vorderer Bauchdecke ein Ligamentum vesicale anterius. Es reicht nicht bis zur Spitze der Blase, sein oberer Rand steigt mit einer sanft konkaven Linie von der vorderen Blasenwand zur Bauchdecke empor.

Im freien Rande dieses Ligamentes habe ich bei erwachsenen Tieren ebensowenig wie Katz (18) Allantoisreste angetroffen. Über die Verhältnisse des oberen Blasenpoles zum Lig. vesicale anterius bei jungen Macropodinae habe ich schon früher (l. c., S. 378 aus-

führlicher berichtet. Ebenfalls habe ich daselbst meine Gründe angegeben für die Ursache der speziellen Verhältnisse der Blasenligamente. Von den lateralen Seiten der Blase gehen, schräg laterodorsalwärts, die beiden Ligamenta vesicalia posteriora ab und verlaufen zur seitlichen Becken- und Bauchwand. Auch diese beiden Ligamente erreichen den oberen Blasenpol nicht. In ihrem freien Rande oder etwas unterhalb desselben verläuft die Arteria umbilicalis von der Art. hypogastrica zur Blase. Eine Fortsetzung dieses Gefäßes in der Form eines Lig. vesico-umbilicale laterale besteht nicht. Ich habe Reste des Gefäßabschnittes, welcher embryonal zwischen Nabelöffnung und Blasenpol sich ausgestreckt haben muß, nicht aufgefunden. Bekanntlich entsprechen nach Katz die Artt. vesicales, welche für die Blasenwand bestimmt sind, den ganzen intraembryonalen Artt. umbilicales.

An den Insertionsstellen der drei Blasenligamente trifft man auch bei männlichen Beutlern, speziell den Macropodinae, die Längsmuskulatur zu Streifen, Taeniae musculares, verdichtet.

Zwischen vorderer Bauchdecke und Ligg. vesic. posteriora bildet sich jederseits ein peritonealer Recessus, der, in Übereinstimmung mit dem weiblichen Geschlechte, als Excavatio vesicalis lateralis bezeichnet werden kann.

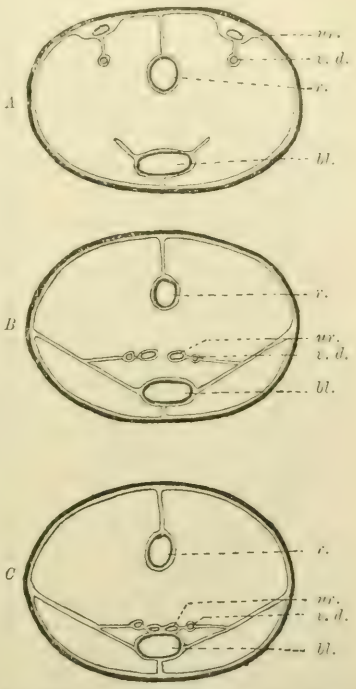
An der Stelle der großen Öffnung, welche als Ann. inguinalis internus zu bezeichnen ist, kommt auch bei erwachsenen Tieren noch ein Processus vaginalis peritonei vor. Bei Didelphiden ist es sehr kurz und geschlossen, bei Dasyuridae gleichfalls, dagegen bei *Phascolomys* sehr weit und zeitlebens offen, eng aber zeitlebens durchgängig ist es bei Macropodinae. Der Ductus deferens verläuft nicht retroperitoneal, wie beim Menschen, doch liegt er erheblich von der Beckenwand entfernt und ist durch eine ziemlich breite peritoneale Duplicatur, ein Meso-deferentium, damit verbunden. Anfänglich, d. h. an der meist cranialen Stelle des intraabdominalen Verlaufes des Ductus deferens, verläuft diese Duplicatur fast sagittal gestellt zur hinteren Bauchdecke (Fig. 11*A*) und erreicht diese gerade an derjenigen Stelle, wo sich der Ureter caudalwärts begibt Fig. 11*A ur.*.

Caudalwärts rückt das Mesodeferentium mit seiner Insertion immer mehr von der hinteren auf die seitliche Bauch- (bzw. Becken-) wandung, während der Ureter zwischen seine beiden Blätter tritt. Endlich erreicht die Duplicatur die Insertionsstelle des Lig. vesicale posterius und setzt sich auf dessen Hinterfläche fort. Es bildet sich dann eine Duplicatur auf dem hinteren Blatte des Lig. vesicale

posterius, in welcher der Ureter (medial) und der Ductus deferens lateral) gelagert sind, wie aus Fig. 11 *B* ersichtlich.

In ihrem untersten Teile verbinden sich die beiderseitigen Duplicaturen zu einer transversal gestellten peritonealen Platte, zwischen deren Blätter die ebengenannten Gänge lagern. Durch diese mediane Vereinigung wird von der großen Excavatio recto-vesicalis eine kleine Excavatio vesicalis dorsalis abgetrennt, deren unterste Enden in Fig. 11 *C*, dorso-lateral von der Blase gerade noch zu sehen sind.

Fig. 11.



Verhältnisse des Peritoneums zur Blase. Vas deferens. Ureteren und Rectum bei *Onychogale*. *ur.* Ureter; *v.d.* Vas deferens; *r.* Rectum; *bl.* Blase.

Caudalwärts verschmälert sich diese transversale Duplicatur natürlich durch die Annäherung der beiden Ligg. vesicalia posteriora, bis die Ureteren und die Ductus deferentes in die hintere Blasenwand eintreten. Das Rectum ist durch ein langes Mesorectum mit der hinteren Bauch- bzw. Beckenwand verbunden und ragt mithin weit in die Excavatio recto-vesicalis vor.

b) Im Scrotum. Den ausführlichen Beschreibungen von Frankl (15) habe ich nur wenig hinzuzufügen.

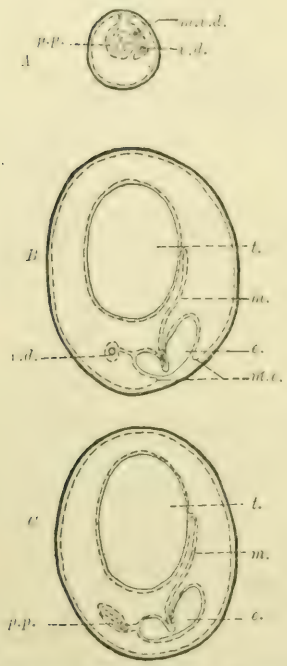
Die Beutler besitzen eine Tunica vaginalis propria testis, an der ein parietales und ein viscerales Blatt zu unterscheiden sind. Zwischen beiden befindet sich der Sinus vaginalis. In dem Falle, wo letzterer nicht mit der Peritonealhöhle kommuniziert, d. h. wo der Processus vaginalis geschlossen und obliteriert ist, wie bei Didelphiden und Dasyuridae, besteht ein Zustand ähnlich dem beim Menschen. Bei andern Formen, Phascolarctidae und Macropodinae, bleibt lebenslang eine offene Verbindung zwischen Peritonealhöhle und Sinus vaginalis bestehen.

Das parietale Blatt der Tunica vaginalis propria ist bei mehreren Beutlerformen, *Didelphys*, *Dasyurus*, *Petaurus* (Frankl) und Phalangeridae durch tiefschwarze Pigmentierung ausgezeichnet. Diese

kommt auch teilweise im parietalen Peritonealblatte des Samenstranges vor. Ich fand sie dagegen niemals am visceralen Blatt, auch nicht im Mesorchium, wie es Frankl für *Halmaturus* beschreibt.

Verfolgt man den Umschlagsrand des parietalen in das viscerale Blatt der Tunica vaginalis, so kommt man, für Phalangeridae, welche ich als Beispiel wähle, zu folgendem.

Fig. 12.



Peritoneale Verhältnisse in Scrotum und Samenstrang von *Halmaturus valabatus*. *v.d.* Vas deferens; *p.p.* Plexus pampiniformis; *m.v.d.* Duplikatur des Vas deferens; *t.* Testikel; *m.* Mesorchium; *e.* Epididymis; *me.* Mesepididymis.

Im Samenstrange umgibt der Sinus vaginalis den Ductus deferens und den Plexus pampiniformis als spaltförmiger Raum. Der Samenleiter ist mittels einer kurzen Duplicatur der Gewebsmasse des Plexus pampiniformis angeheftet (Fig. 12 *m. v. d.*).

Der Samenstrang erreicht den Nebenhoden ungefähr in der Mitte von dessen Höhe. Der Ductus deferens begibt sich sodann zum Nebenhodenschwanze. Die Gefäße des Plexus pampiniformis verlaufen in der Hauptsache zum Nebenhodenkopfe gerichtet.

Die Verhältnisse des Peritoneums gestalten sich in den beiden Hälften des Nebenhodens etwas verschieden.

In der Hälfte des Nebenhodenschwanzes sitzt dieser dem parietalen Blatte der Tunica vaginalis propria breit auf ein Mesepididymis (Frankl) ist eigentlich nicht als solches, d. h. als peritoneales Doppelblatt zu erkennen (Fig. 12 *m. e.*).

Der Ductus deferens (bzw. Ductus epididymidis) ist in dieser Höhe dem Nebenhoden mittels einer kurzen Duplicatur (Fig. 12 *m. v. d.*) verbunden, weiter zum Schwanze hin tritt er in den Nebenhoden ein.

Die obere Hälfte des Nebenhodens liegt frei im Sinus vaginalis (Fig. 12 *C*). Zwischen Plexus pampiniformis und Nebenhoden liegt eine kurze peritoneale Duplicatur.

Hoden und Nebenhoden werden vereinigt durch ein sehr breites Mesorchium. Die Länge desselben gestattet es, beide Organe erheblich voneinander zu entfernen. Sind Testikel und Epididymis einander angelagert, dann wird ein großer Teil von ersterem durch

das Mesorchium bedeckt. Es inseriert am Nebenhoden in der Mitte der Fläche, welche dem Hoden zugekehrt ist. Am Hoden geht es an der seitlichen Fläche in dessen Bedeckung über Fig. 12 *B* und *C*).

Zwischen den Blättern des Mesorchiums verlaufen die Blutgefäße und Ductuli efferentes testis. Hierüber wird später (S. 407 und Fig. 14, Taf. VI) ausführlicher gehandelt.

Ich fand den Rand des Mesorchiums nicht zu einem sog. Ligamentum testis verdickt.

Harnblase.

Einige, uns interessierende Merkmale dieses Organes seien hier hervorgehoben. Die Blase ist in kontrahiertem Zustande ein ziemlich kleines, mehr oder weniger ovales, dickwandiges Organ, das der vorderen Bauchdecke, kurz oberhalb der Symphyse, anliegt. Ihre Wand setzt sich aus Serosa, Muskulatur und Schleimhaut zusammen. Über die Blasenligamente habe ich oben berichtet. Überwiegend verlaufen die glatten Muskelbündel in circulärer Richtung; oberflächlich wird diese circuläre Muskelschicht bedeckt durch Längsmuskelbänder, welche zu drei Taeniae umgewandelt, an den Stellen, wo sich die Blasenligamente anheften, gelagert sind. An den Übergang der Blase in den Urogenital-Kanal ist die Längsmuskulatur komplett, die circuläre Muskelschicht zu einem Sphincter vesicae verdickt. Die Schleimhaut der Blase liegt im kontrahierten Zustande in starken und dicken Falten, ausgenommen an der Stelle caudal von den Einmündungen der Ureteren, wo sie faltenlos ist.

Sie ist zusammengesetzt aus einem mehrschichtigen Epithel und einer breiten, ziemlich locker gefügten Submucosa.

Im caudalsten Blasenteile, kurz oberhalb des Überganges in den Urogenital-Kanal münden die beiden Ureteren. Die Ausmündungsstellen gestalten sich bei verschiedenen Beutlerspecies in sehr verschiedener Weise. Bei *Didelphys* lagen die Ureteren-Ostien auf zwei einander anliegenden, kleinen konischen Papillen (Fig. 6, Taf. V *o. ur.*), wobei die Ostien zum Blasenfundus hinschauen. Ein gleiches Verhalten gibt Cunningham für *Thylacinus cynocephalus* an.

Bei *Hypsiprymnus* (Fig. 9, Taf. V) und *Phalangista* (Fig. 8, Taf. V) ragt im unteren Teile der Blase eine etwa konische Erhöhung der Schleimhautoberfläche hervor, welche mit ihrer Basis zum Blasenfundus gekehrt ist, mit der Spitze zum Urogenital-Kanal. Die Basis dieser Schleimhautwulst trägt die beiden, gleichfalls zum Blasenfundus hinschauenden Öffnungen der Ureteren.

Bei *Phascolomys* sind die beiden Ureteren an ihrer Einmündung weiter voneinander entfernt. Ein jeder ragt mit einer, leicht caudalwärts gerichteten etwa zitzenförmigen Papille ins Lumen hervor (Fig. 7, Taf. V). Nach Young (32) münden bei *Phascolarctos cinereus* die Ureteren in der Blase mit schräg caudalwärts gerichteten Ostien, ohne daß sie ins Blasenlumen hervorragen.

Bei Macropodinae sind die Ureterenpapillen dicht aneinander gelagert, niedrig und mit zum Fundus schauenden Ostien versehen.

Der caudal von den Ureterenöffnungen liegende Teil der Blasenwandung ist als das Homologon des Trigonum Lieutaudi der menschlichen Anatomie aufzufassen. Es gestaltet sich bei Beutlern sehr verschieden in Form je nach der Übergangsweise der Blase in den Urogenital-Kanal. Dieser Übergang ist als Blasenhals, Collum vesicae, oder als Urethra zu bezeichnen. Ziemlich dick und mit weitem Lumen versehen ist das Collum vesicae bei *Didelphys* (vgl. Fig. 6, Taf. V). Durch allmähliche Wandverdickung zeichnet sich äußerlich das obere Ende des Urogenital-Kanales aus. Schärfer ausgeprägt ist der Übergang der Blase in den Urogenital-Kanal bei *Phascolomys*. Von einem eigentlichen Collum vesicae kann da nicht die Rede sein, eine tiefe Furche deutet äußerlich die Grenze an; auch das Lumen ist an derselben Stelle eingeschnürt. Besser wieder ist ein Collum vesicae zu erkennen bei den Phalangerinae. Bei *Hypsiprymnus* allerdings ziemlich weit, wird es bei Macropodinae zu einem kurzen Kanale mit kleinem Lumen, das gegen das Blasenlumen, sowie gegen den Urogenital-Kanal äußerlich scharf begrenzt ist. In diesem Collum vesicae hat, wie auch aus der Fig. 9, Taf. V ersichtlich, die Schleimhaut eine faltenlose Oberfläche.

Über Wachstum und Ausdehnung des Trigonum Lieutaudi geben die folgenden zwei Beispiele Aufschluß.

Bei einem Beuteljungen von *Phalangista vulpina* von 12 mm münden Ureteren und Ductus deferentes in gleicher Höhe, letztere medial, die Ureteren lateral. Bei einer Tierlänge von 24 mm ist der Abstand schon 360 μ, bei 37 mm beträgt er 720 μ, beim erwachsenen Tiere 8 mm.

Bei einem *Halmaturus*-Beuteljungen von 17,5 mm münden die Ureteren schon 120 μ oberhalb der Ductus deferentes, bei 28 mm beträgt die Entfernung 480 μ, bei 32 mm 750 μ, bei 105 mm ist sie 930 μ und beim erwachsenen Tiere 9 mm.

Zwei Kennzeichen der Ureteren seien noch erwähnt. Erstens dehnt sich das Trigonum vesicae nicht wie beim Menschen in die

Breite aus; die Ostien der Ureteren sind bei Beutlern einander sehr benachbart.

Zweitens ist der Verlauf der Ureteren innerhalb der Blasenwandung bei Beutlern ein schräger, und zwar gerade umgekehrt wie beim Menschen, wodurch die Ostien zum Blasenfundus hin gerichtet sind. Diese craniale Richtung der Ureterenenden prägt sich schon bei sehr kleinen Beuteljungen aus. Bei weiblichen Tieren erblickte ich in der Verbindung beider Geschlechtsstränge die Ursache des bogenförmigen Ureterenverlaufes. Diese Ursache trifft nicht zu für männliche Tiere, bei denen die Geschlechtsstränge getrennt bleiben. Sicheres über die Ursache des Verlaufes der Ureteren kann ich nicht angeben.

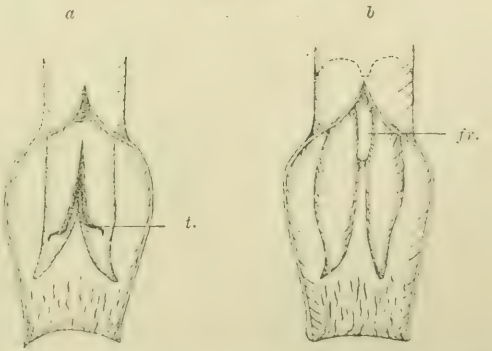
Penis.

a) Form des Penis.

Äußerlich ist außer bei den Dasyuridae in nicht erigiertem Zustande vom Begattungsorgane nichts zu sehen. Der Penis ist mehr oder weniger weit in einer Penistasche zurückgezogen.

Man kann am Begattungsgliede, gerechnet von der Stelle, wo sich die Corpora cavernosa dem Urogenital-Kanal anlagern, zwei Teile unterscheiden, eine Pars libera und eine Pars obtecta. Ich wende hier die Bezeichnung Pars libera und nicht Glans penis an, wie es von FLEISCHMANN vorgeschlagen worden ist, weil es mir vorkommt, daß dadurch nicht homologe Teile des Begattungsorganes von verschiedenen Formen mit demselben Namen belegt werden.

Fig. 13.



Penis von *Didelphys marsupialis*. *A* Ansicht der oralen Fläche, *B* Ansicht der rectalen Fläche. *fr.* Frenulum; *t* Blindsack.

Die Pars libera des Penis, also der in der Penistasche steckende Abschnitt, zeigt bei den verschiedenen Beutlerspecies sehr große und in ontogenetischer Hinsicht beachtenswerte Unterschiede, welche eine getrennte Besprechung der Species notwendig machen.

Didelphys marsupialis. Eröffnet man die Penistasche von der rectalen Fläche her, so erblickt man den in zwei Hälften gespaltenen

Penis. Die freien Enden der beiden Penisschenkel laufen spitz zu, ihre medialen Flächen bleiben, von dorsal gesehen, ziemlich weit voneinander entfernt. Im obersten Teile der Penistasche verbindet sich der Penis zuerst in der Medianlinie mit der Wand der Penistasche, wodurch eine Art Frenulum gebildet wird (Fig. 13*b fr.*), dann vereinigen sich die zwei Penisschenkel zu einem einheitlichen Organe. In der Form zweier Nischen, deren Ausdehnung in Fig 13*b* durch gestrichelte Linien angegeben ist, dehnt sich die Penistasche noch eine Strecke weit jederseits des Frenulums aus. Direkt oberhalb des Fornix der Penistasche ist äußerlich die Insertion des M. retractor penis wahrnehmbar.

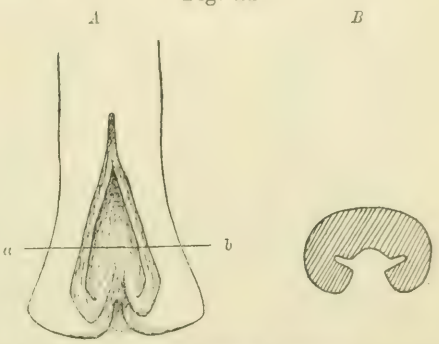
Die orale Fläche ist komplizierter gestaltet (Fig. 13*a*). Eine bestimmte Strecke von der Spitze entfernt nimmt der Penis ziemlich plötzlich an Dicke zu, und man erblickt auf jedem Penisschenkel eine transversal zur Penislängsachse gestellte Furche, welche in einen kurzen Blindsack führt. Auf die Genese und die Bedeutung dieses Blindsackes komme ich weiter unten zurück. In gleicher Höhe wie die obengenannte Grube tritt an der medialen Fläche eines jeden Penisschenkels eine Furche auf. Beide Furchen konvergieren nach oben und setzen sich in den Urogenital-Kanal fort. Die äußere Öffnung desselben liegt also im obersten Teile der Pars libera des Penis (vgl. Fig. 13*a*). Auf die verschiedenen Grade der Spaltung der Pars libera penis bei verschiedenen *Didelphys*-Species macht Gerhardt aufmerksam. An der Stelle der Insertion vom M. retractor penis biegt der Penis plötzlich nach der rectalen Seite um, um nach kurzem Verlaufe abermals umzukehren und wieder in cranialer Richtung weiter zu verlaufen. Diese Knickung im Verlaufe des Penis kommt allen von mir untersuchten Beutlerformen zu, ihre Genese bespreche ich weiter unten.

An der zweiten Biegungsstelle, also wo der Penis seinen Verlauf wieder in cranialer Richtung fortsetzt, treten die Corpora cavernosa an ihn heran.

Ganz andre Zustände findet man bei *Dasyurus*. Bei Besprechung der äußeren Geschlechtsorgane machte ich darauf aufmerksam, daß kurz vor der Analöffnung der mehr oder weniger cylindrische, von einer Tasche teilweise umhüllte Penis zu sehen ist. Es ragen aus der Penistasche zwei Zipfel hervor, über deren gegenseitige Lagerung innerhalb der Tasche Fig. 10 uns belehrt. Das rectal gelagerte Organ ist der eigentliche Penis, welcher also apical ungespalten ist. Das Penisende ist etwas angeschwollen und be-

sitzt auf seiner rectalen Fläche eine länglich viereckige Öffnung (Fig. 14). Auf der seitlichen Wandung der durch die Öffnung hervorgerufenen Grube liegt jederseits eine Furche. Nach oben konvergieren die beiden Furchen und gehen an der obersten Ecke der rautenförmigen Grube in den Urogenital-Kanal über. Anklänge an den Zustand bei *Didelphys* fehlen also bei *Dasyurus* nicht gänzlich, auch hier endet der Urogenital-Kanal nicht am Penisapex, sondern höher und setzt sich in der Form zweier Furchen apicalwärts fort. Nur bei *Didelphys* sind die Penisenden getrennt, bei *Dasyurus* deutet eine mediane Grube die Bilateralität noch eben an. Das oral vom Penis gelagerte Organ (Fig 10*p*) verbindet sich im obersten Teile der Penistasche mit dem eigentlichen Penis; es stellt, wie mikroskopische Durchschnitte lehren, einen besonderen Schwellkörper dar.

Fig. 14.



A Ende des Penis von *Dasyurus macrourus* von rectal gesehen. *B* Querschnitt des Penisendes zur Höhe der Linie *a*—*b*.

Phascologale flaviceps zeigt äußerlich große Übereinstimmung mit *Dasyurus*; nur sind bei ihm die Penisenden gespalten und treten ganz wenig aus der Öffnung der Penistasche hervor. Bei *Ph. thorbeckiana* soll nach Spoof und Gerhardt der Penis ungespalten sein. Bei *Sminthopsis crassicaudatus* ist äußerlich von einem Copulationsorgane nichts zu sehen. Das untersuchte Tier besitzt, wie die Schnittserie durch den Genitalapparat lehrt, keine Pars libera des Penis, das ganze Organ ist im Bindegewebe der Ectodäumwand aufgenommen.

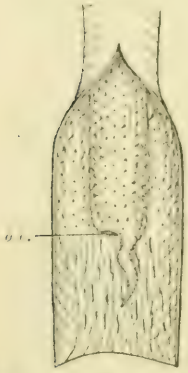
Gleiches gilt von den von mir untersuchten *Perameles*. Ich werde die sehr besonderen und vom vergleichend ontogenetischen Standpunkte wichtigen Verhältnisse des Copulationsorganes dieses Tieres, um Wiederholungen zu vermeiden, weiter unten im Kapitel über die Ontogenie des Urogenital-Kanales auseinandersetzen, wodurch auch der Zustand von *Sminthopsis* verständlich sein wird.

Der erwachsene *Phascolomys* (*Ph. cinereus*) besitzt eine kurze ungespaltene Pars libera des Penis, welche tief in der Tasche zurückgezogen liegt. Der kurze freie Penis ist mit mehreren Reihen von Stacheln besetzt, deren freie Enden von der Penisapex abgekehrt sind (Fig. 4, Taf. V). Die innere Wand der Penistasche besitzt keine

Stacheln. Die Öffnung des Urogenital-Kanales liegt apical. Nach Gerhardt ist der Penis an seinem Ende in zwei kurze, spitze Fortsätze geteilt.

Der Penis von *Phascolarctos* hat große Formübereinstimmung mit dem Organe von *Phascolomys*. Eine einfache und fast cylindrische Pars libera des Penis besitzt *Phalangista* (Fig. 15). Er ist fast gänzlich mit Stacheln besetzt, ebenso wie die Innenwand der Penistasche.

Fig. 15.



Penis von *Phalangista lemurina*. o e. Stelle des Ostium externum des Urogenital-Kanales.

Kurz an der Spitze verjüngt sich der Penis plötzlich und geht in einen kurzen und spitz zulaufenden Fortsatz über (Fig. 15). Die Öffnung des Urogenital-Kanales liegt nicht an der Spitze des Penis, sondern seitlich von der Basis des ebengenannten Fortsatzes, 9 mm von der Apex entfernt. Ich verweise für die Struktur des Penisendes und des genannten Fortsatzes auf die Beschreibung der Querschnitte.

Hypsiprymnus besitzt eine ziemlich kurze, etwa cylindrische Pars libera penis, welche in nicht erigiertem Zustande weit in die Tasche zurückgezogen ist. Ich sah weder auf der Penisoberfläche, noch auf der Innenwand der Penistasche stachelförmige Erhebungen der Epidermis. Die Öffnung des Urogenital-Kanales liegt nicht ganz apical, sondern seitlich. Das Copulationsorgan der Macropodinae ist demjenigen von *Phalangista* ähnlich. Die Pars libera ist jedoch nicht so cylindrisch, sondern verjüngt sich allmählich in der Richtung zur Apex (*Halmaturus*, *Macropus*, *Onychogale*). Auch bei diesen Formen liegt, wie bei *Phalangista*, die Öffnung des Urogenital-Kanales seitlich, 5 (*Macropus*) — 13 mm (*Onychogale*) von der Spitze entfernt. Weder Penisoberfläche noch Innenwand der Penistasche sind mit Stacheln besetzt.

Über die Bedeutung der Pars libera penis der Beutler, speziell über ihr Verhalten zur Glans penis der monodelphen Säuger kann erst gesprochen werden, nachdem die Penistasche und ihre Genese klargestellt worden sind.

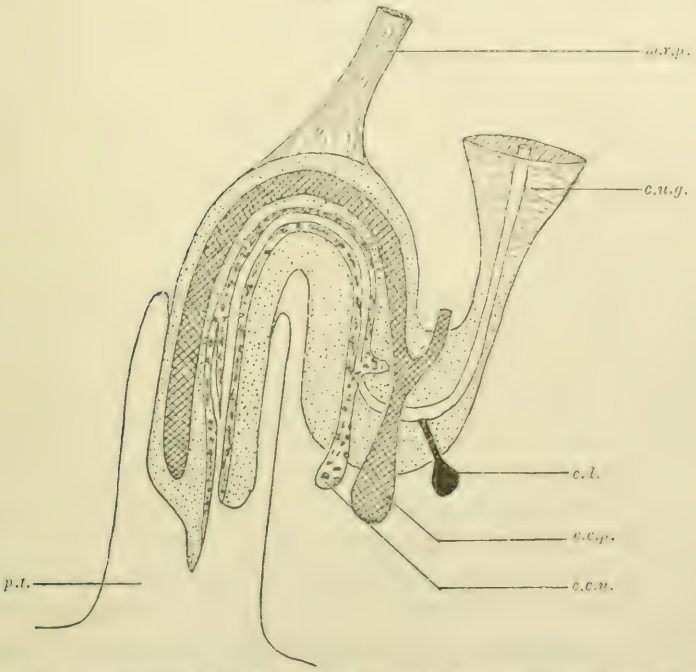
Die Pars obtecta penis ist von einer Tunica albuginea umhüllt und dadurch gegenüber dem umgebenden Bindegewebe gut begrenzt.

Im Verlaufe der Pars obtecta besitzt der Penis eine doppelte Knickung. An der Stelle, wo der Penis hinter der Symphyse plötz-

lich 180° umbiegt, inseriert der M. retractor penis (vgl. Fig. 16). Die Schwellkörper machen die Umbiegung mit und gehen an der Stelle, wo der Penis zum zweiten Male um 180° umbiegt, in ihre Schenkel über. An derselben Stelle liegen die Einmündungen der Cowpersschen Drüsen (vgl. Fig. 18).

Oberhalb dieser Stelle liegt der entodermale Teil des Urogenital-Tractus, durch die Entwicklung der Urethraldrüsen gekennzeichnet.

Fig. 16.



Schematischer Medianschnitt durch einen Beutlerpenis. *m.r.p.* M. retractor penis; *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *c.d.* Cowpersche Drüse; *c.c.p.* Corp. cavern. penis; *c.c.u.* Corp. cavern. urethrae; *p.t.* Penistasche.

Die gegebene Übersicht lehrt uns ein sehr verschiedenes Verhalten des Beutlerpenis, speziell was die Pars libera und ihre Ausdehnung betrifft. Owen war der Ansicht, daß ein einfacher Penis den uniparen Beutlern, eine gespaltene Pars libera den multiparen Formen zukäme. Diese Auffassung eines Konnexes zwischen Penisform und Zahl der Jungen beim Weibchen hat wohl keine Berechtigung.

Gerhardt sucht einen Zusammenhang zwischen Spaltung des Penis und dem Zustand der caudalen Vaginalenden. Nachdem er

aufmerksam gemacht hat auf den langen Sinus urogenitalis beim Weibchen, welcher die Rolle der Vagina der monodelphen Säuger spielt, sagt er l. c. S. 353: »Da, wo nun der Sinus urogenitalis imstande ist, den ganzen Penis bei der Begattung in sich aufzunehmen, wäre eine Spaltung seiner Spitze unnütz. Wo aber der Penis länger ist als der Sinus urogenitalis, da wird ein größerer oder kleinerer Teil von ihm in die doppelte Vagina hineinragen — die bei manchen Beutlern vorkommende »mittlere Vagina« ist immer nur Geburts- und nicht Begattungskanal — und je nach dem Grade dieses Hineinragens wird der distale Teil des Penis gespalten sein. Allerdings ließe sich hiergegen einwenden, daß bei Formen mit ungespaltenem Penis auch ein Begattungsmodus denkbar wäre, bei dem der Penis nur in eine Vagina eindränge, also auf die Seite gebogen würde. Das ist nicht wahrscheinlich wegen der Festigkeit des erigierten Corpus fibrosum, und außerdem ist in diesen Fällen der Sinus urogenitalis in der Tat imstande, den gesamten Penis in sich aufzunehmen.«

Diese Auffassung ist wohl nicht zutreffend. Erstens gibt es unter den Beutlern Formen, bei denen keine Übereinstimmung in dem Verhalten von Penisenden und Vaginae besteht. So finde ich bei *Phascolomys cinereus* den Penis einfach, die Vaginae getrennt, selbst an der Einmündungsstelle ziemlich weit voneinander entfernt.

In noch höherem Maße gilt dies für *Dasyurus* mit seinem einfachen, am Ende angeschwollenen Penis und doppelter Vagina.

Der Zustand einer doppelten Vagina ist ein primärer, da die Geschlechtsgänge bilateral angelegt werden und nicht zur Vereinigung gelangen. Die einfache Vagina der Macropodinae ist ein Produkt des Sinus urogenitalis. Der Zustand einer doppelten Penisspitze wird erst während der Entwicklung im Beutel erworben; bei allen untersuchten kleinen Beuteljungen ist der Penis ein unpaares Organ. Übereinstimmend mit der Verdoppelung des Penisendes im männlichen Geschlechte geht, obwohl nicht immer, beim Weibchen eine Verdoppelung der Clitoris einher.

Es ist durch Maßangaben natürlich nicht auszumachen, ob der Penis in erigiertem Zustande den ganzen weiblichen Sinus urogenitalis anfüllt und gezwungen wird, mit seinen getrennten Enden in die Vaginae hineinzuragen. Der Beweis ist somit nicht zu liefern, daß gespaltene Penisenden in die Vaginae treten. Die von Gerhardt angenommenen Argumente sind nicht stichhaltig. Es sei auch darauf hingewiesen, daß das Argument, wonach er die Be-

gattungsmöglichkeit in der Vagina mittels ungespaltenen Penis auf Grund der Festigkeit des erigierten Organes verwirft, in nicht geringerem Grade für den gespaltenen Penis gilt, da die Corpora fibrosa sich in den Penisspitzen fortsetzen, und da die Vaginae immer im Winkel in den Sinus urogenitalis einmünden.

Warum der Sinus urogenitalis der Macropodinae in der Tat imstande ist, den gesamten Penis in sich aufzunehmen, weiß ich nicht. Die Macropodinae besitzen den relativ kürzesten Uro-genital-Kanal (Owen, v. d. Broek); indessen die Didelphiden einen sehr langen Urogenital-Kanal haben.

b) Innerer Bau des Penis.

In der Struktur sowie im Verhalten der Corpora cavernosa zeigt der Penis der verschiedenen Beutler nicht unerhebliche Differenzen, so daß es wünschenswert ist, auch hier die einzelnen Species gesondert zu besprechen.

Didelphys. Die beiden, von mächtigen Muskelkapseln umgebenen Schenkel des Corpus cavernosum urethrae vereinigen sich median und umhüllen dann den Urogenital-Kanal mit einer breiten Lage von großen und weiten Blutlacunen. Ein mediales Septum fehlt, so daß von einer Zusammensetzung aus zwei Hälften nichts zu sehen ist. Die Blutlacunen werden von sehr platten Endothelzellen begrenzt und voneinander durch mächtige Bindegewebszüge getrennt. Ich fand bei *Didelphys* kein Muskelgewebe als Wandung der Lacunen. In den Bindegewebsbalken verlaufen hauptsächlich arterielle Gefäße, welche als zuführende Gefäße des Corpus cavernosum urethrae zu betrachten sind.

An der Stelle, wo der Penis sich in seine zwei Spitzen teilt, wird auch das Corpus cavernosum urethrae paarig. Die Lacunen umgeben nicht nur die Rinnen, welche die Fortsetzung des Urogenital-Kanales bilden, sondern auch des C. cavern. penis und reichen bis unter die Haut. Sie werden da von einer besonderen Arteria, welche der Art. dorsalis penis homolog zu stellen ist, gespeist.

Die Corpora cavernosa penis sind paarig und symmetrisch. Beide Crura treten in der Medianlinie zusammen, verlaufen durch den einfachen Teil des Penis und setzen, wieder getrennt, ihren Verlauf in die beiden Penisspitzen fort.

In den Corpora cavernosa penis von *Didelphys* spielen die Blutlacunen nur eine untergeordnete Rolle. Fast das ganze Gebilde ist aus derben Bindegewebsbündeln aufgebaut und verdient vielmehr

den Namen Corpus fibrosum als Corpus cavernosum; nur in den beiden Crura erreichen die Blutlacunen einen größeren Umfang.

Dasyurus. Die Spitze des Penis ist ziemlich stark angeschwollen, was seine Ursache in der mächtigen Ausbildung der Blutlacunen des Corpus cavernosum urethrae hat, welche bis gegen die Haut reichen und eine Glans penis vorstellen. Verfolgt man die Lacunen in der Querschnittserie, dann sieht man, wie sie sich um den Urogenital-Kanal konzentrieren. Ein Teil der Lacunen jedoch wird aus einer besonderen Arteria dorsalis penis gespeist; sie zeigen damit das Verhalten der Lacunen der Glans penis des Menschen.

Das Corpus cavernosum urethrae trennt sich an der Knickungsstelle des Penis in zwei Crura, welche bis zu den Tubera ischii zu verfolgen sind. Im Centrum dieser Crura verläuft eine dickwandige Arterie, ein Zweig der Art. hypogastrica und das zuführende Gefäß für diesen Teil des C. c. urethrae.

Bei *Dasyurus* besteht ein dritter Schwellkörper, der in der Penistasche an der oralen Seite des Penis gelagert ist und frei hervorragt. Betreffs der Genese dieses Schwellkörpers verweise ich auf eine früher gegebene Darstellung (l. c. S. 351). Hier sei erwähnt, daß die den Schwellkörper anfüllenden Blutlacunen mit denen des C. cavern. penis zusammenhängen, daß das ganze Gebilde also als ein Produkt des letzteren aufzufassen ist.

Die Corpora cavernosa penis bestehen auch hier hauptsächlich aus dicken und kräftigen Bindegewebsbündeln; die Blutlacunen nehmen nur einen untergeordneten Teil des Schwellkörpers ein; auch hier wäre die Bezeichnung Corpus fibrosum zutreffender.

Bei *Phascologale* sind die Penisspitzen getrennt. Jede Spitze wird bis gegen die Haut von mächtig entfalteten Blutlacunen angefüllt, welche von Zweigen der Art. dorsalis penis gespeist werden, also als Corpus cavernosum glandis aufgefaßt werden können. Weiter am Urogenital-Kanal entlang nimmt die Zahl der Lacunen im C. cavern. urethrae ab, so daß dieser Traktus von nur wenigen Lumina umgeben wird.

Die beiden Schenkel der Corpora cavernosa penis treten in der Medianlinie zusammen und lagern dann als eine, auf Querschnitten hufeisenförmige Masse oral vom Urogenital-Kanal. Am apicalen Penisende trennt die Masse sich wiederum in zwei Hälften, welche im Centrum der großen Lacunen des C. c. urethrae (glandis) zu den beiden Penisspitzen sich fortsetzen. An den C. c. penis ist eine dicke Tunica albuginea und eine centrale Masse zu erkennen.

Letztere wird hauptsächlich von Bindegewebe gebildet, und die Blutlacunen sind nur spärlich vorhanden. Es bildet sich bei *Phascologale flaviceps* kein besonderes Corpus cavernosum wie bei *Dasyurus*.

Bei *Sminthopsis crassicaudatus*, dessen Penis bei meinem Objekte im Bindegewebe der Ectodäumwandung eingeschlossen liegt, bildet sich auch ein Corpus cavernosum glandis aus, während das C. c. urethrae durch nur wenige Blutlacunen dargestellt wird. Erst da, wo sich der Schwellkörper in seine beiden Schenkel teilt, sind die Lacunen reichlicher entwickelt. Beide Corpora cavernosa penis verbinden sich median und bilden eine einzige, auf Querschnitten hufeisenförmige Masse. Diese teilt sich am apicalen Penisende in zwei Ausläufer.

Die Anlage eines dritten Schwellkörpers, ein Produkt des C. c. penis, ist anwesend, nur ist es äußerst kurz.

Perameles. Beim Tiere von 11 cm sind Blutlacunen erst in den beiden Schenkeln des C. carvern. urethrae aufgetreten; rings um den Urogenital-Kanal findet man sie noch gar nicht. Die Corpora cavernosa penis treten median zusammen und bilden oral vom Urogenital-Kanal einen einfachen fibrösen Strang. Auch hierin fehlen Blutlacunen noch gänzlich.

Beim Tiere von 25 cm ist der periphere Teil das Penis in zwei Hälften getrennt; eine jede Hälfte ist von einer circulären Präputiallamelle umgeben.

Blutlacunen des Corp. cavern. urethrae sind auch hier hauptsächlich in beiden Crura dieses Schwellkörpers zu finden. Rings um den (im Bindegewebe der Ectodäumwand gelagerten) Urogenital-Kanal sieht man sie nur im Teile oberhalb der Präputiallamellen.

Die Crura der Corpora cavernosa penis treten in der Medianlinie zusammen; sie bilden dann eine den Urogenital-Kanal an dessen oraler Seite hufeisenförmig umgebende Masse, an welcher die Bilateralität durch ein teilweises Septum hervortritt. Peripher trennt sich dieser, fast ausschließlich bindegewebige Strang in zwei Schenkel, welche sich je in eine Penisspitze fortsetzen. Ein jeder Schenkel teilt sich an seinem Ende nochmals, so daß am Ende vier Spitzen der C. c. penis bestehen. *Perameles* unterscheidet sich also von andern Beutlern, soweit ich sehe, durch das Fehlen eines C. cavern. glandis. Ob die Blutlacunen später sich stärker entwickeln, muß ich unentschieden lassen.

Im Baue des Penis von *Phascolomys* treten mehrere Eigentümlichkeiten auf. Das Epithel der Penisoberfläche und der Penistasche,

sowie das des Urogenital-Kanales ist durch den Besitz von Pigment ausgezeichnet, welches sich in der Form von feinsten Körnchen in den tieferen Zellagen vorfindet.

Die Lacunen des Corpus cavernosum urethrae sind mächtig entwickelt und beherrschen die ganze Penislänge hindurch das Durchschnittsbild.

Beide Corpora cavernosa penis bleiben ihrer ganzen Länge nach vollständig voneinander getrennt und verlaufen selbst in ziemlicher Entfernung voneinander parallel durch den Penis. Beide sind von den Lacunen des C. c. urethrae rings umgeben. Auch hier werden die C. c. penis größtenteils aus Bindegewebe geformt, während die Lacunen nur spärlich vorhanden sind.

In der Mitte ungefähr eines jeden Corpus cavernosum penis liegt ein kurzer Stab aus hyalinem Knorpelgewebe. Auf Fig. 5, Taf. V habe ich den Querschnitt des Knorpelstabes bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. *Phascolomys* ist meines Wissens der einzige Beutler, der Knorpelgewebe im Penis aufweist. Da das untersuchte Tier völlig ausgewachsen war, so ist es nicht wahrscheinlich, daß dieser Knorpel sich noch in Knochengewebe umgewandelt haben würde.

Macropodinae. Ich beschreibe zunächst den Penis eines jungen *Macropus dorsalis*, den ich in frischem Zustande konservieren und in einer ununterbrochenen Serie von Querschnitten zerlegen konnte.

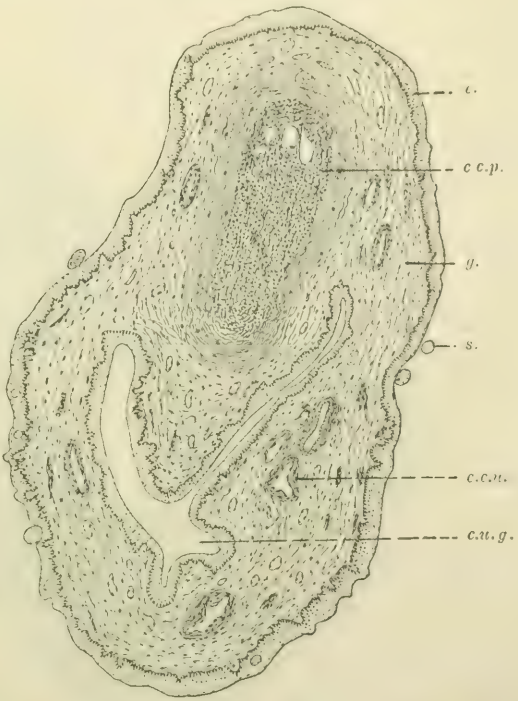
Die äußere Bedeckung wird von einem mehrschichtigen Pflasterepithel gebildet, dessen oberste Lagen verhornt sind. Sie ist mit großen gegen die Peniswurzel gerichteten Stacheln ziemlich dicht besetzt. Das Corium besitzt ein kräftig entwickeltes Stratum papillare. Die Papillen setzen sich bis in die Stacheln hinein fort.

Die Grundmasse des Penisgewebes ist ein dichtgefügtes Bindegewebe, in welches der Urogenital-Traktus und die Corpora cavernosa, sowie mehrere Gefäße und Nerven eingebettet sind.

Die Bindegewebsfibrillen verlaufen im allgemeinen circulär. Ein Corpus cavernosum urethrae ist als gut umgrenztes Gebiet (Fig. 17) nicht nachzuweisen. In der Umgebung des Urogenital-Kanales sind mehrere große Gefäßlumina zu erkennen (Fig. 17 *c. c. u.*). Eine bestimmte Abgrenzung gegen ihre Umgebung, sowie gegen eine Tunica albuginea, fehlt. Doch stellen diese Lumina, wie die Durchmusterung der Serie zeigt, in der Tat das Corpus cavernosum urethrae dar. In der Nähe der Peniswurzel sammeln sich die Ge-

fäße um den Urogenital-Kanal und gehen schließlich in beide Schenkel dieses Schwellkörpers über. Ein Teil der Lumina sammelt sich zu einer Vena dorsalis penis, obwohl nicht kräftig entwickelt, bilden sie doch ein C. cavernosum glandis. Zweierlei Blutlumina sind zu unterscheiden. Erstens trifft man auf dem ganzen Querschnitt bis in das Stratum papillare hinein Lumina, welche nun mit Endothel umrandet sind; sie stellen wohl Capillaren vor, welche wahrscheinlich für das Grundgewebe des Penis dienen. Zweitens liegen in der Umgebung des Urogenital-Kanales die erwähnten großen Lumina. Obwohl Arterien und Venenlumina mit muskulösen Wandungen angetroffen werden, besitzt die Mehrzahl dieser Lumina nur Wandungen von Bindegewebszügen. Durch festes Gefüge und Kernreichtum lassen sich diese Bindegewebswandungen der Lumina vom umgebenden Gewebe unterscheiden.

Fig. 17.



Querschnitt durch den Penis von *Macropus dorsalis juvenilis*. *c.u.g.* Urogenitalkanal; *c.c.u.* Lacunen des Corpus cavern. urethrae; *c.c.p.* Corpus cavern. penis; *s.* Stacheln des Epithels (*ε*) *g.* Grundgewebe des Penis.

Ganz anders gestalten sich die Corpora cavernosa penis. Dicht oberhalb, d. h. oral vom Urogenital-Kanal findet man die im Penis verlaufenden Teile der Corpora cavernosa penis. Es besteht im Penis der Macropodinae eine Asymmetrie dieser Schwellkörper.

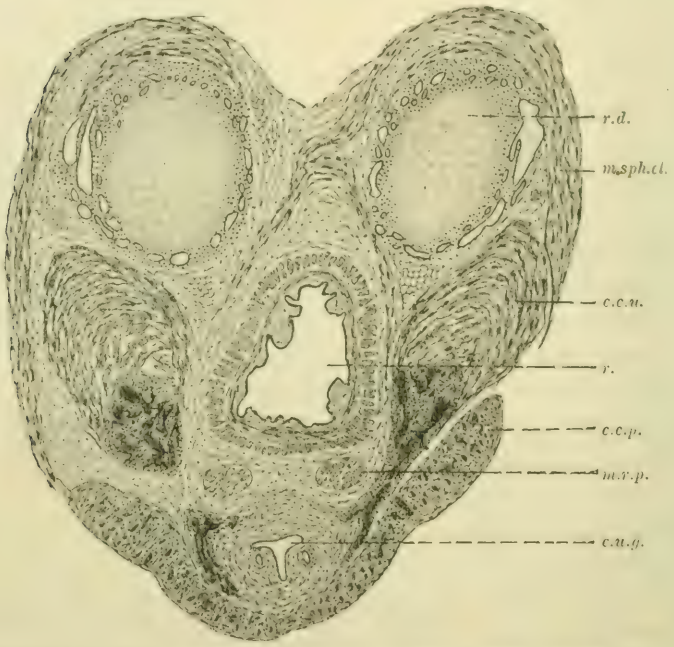
Eine mächtige Tunica albuginea begrenzt deren Umgebung. Sie besteht aus festgefügten circulären Bindegewebsfibrillen, zwischen welche nur sehr spärlich Kerne eingestreut liegen.

Hin und wieder dringen von der Albuginea Septen ins Innere des Corpus cavernosum. Die Grundmasse wird von einer kern-

reichen und dadurch dunkel tingierten Bindegewebsmasse gebildet. In ihr finden sich ziemlich spärliche Blutlacunen. Diese sind mit Endothel bekleidet. Eine Muskelwandung fehlt. Ich befinde mich hiermit in Widerspruch mit den Angaben von Disselhorst (10, der die Lumina im C. c. penis von *Phalangista* als »Schläuche von glatter Muskulatur« bezeichnet (l. c. S. 145).

Dem C. cavern. penis gesellt sich in der Nähe der Peniswurzel

Fig. 18.



Querschnitt durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus thetidis*, ♂ 19 cm, vergr. 18. *c.c.p.* Corpus cavern. penis; *c.c.u.* Corpus cavern. urethrae; *c.u.g.* Urogenitalkanal; *m.r.p.* M. retractor penis; *r.* Rectum; *r.d.* Rectaldrüse; *m.sph.cl.* M. sphincter cloacae.

ein zweites C. cavern. hinzu. Dieser zweite Schwellkörper nimmt bald an Mächtigkeit zu, bis die beiden ungefähr gleich groß sind. Sie treten darauf in der Medianlinie zusammen und umgeben den Urogenital-Kanal hufeisenförmig. An der Peniswurzel trennen sie sich wieder voneinander, treten in die Crura ein, welche, von mächtigen Muskelkapseln umgeben, bis zu den Tubera ischii verlaufen.

Zur Orientierung über die gegenseitige Lagerung der Schwellkörper an der Peniswurzel gebe ich in Fig. 18 einen Querschnitt durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Halmaturus thetidis* (19 cm)

wieder. Der Schnitt geht durch die Höhe der Einmündung der Cowperschen Drüsen.

Oral vom Urogenital-Kanal verbinden sich beide Schenkel der Corpora cavernosa penis in der Medianlinie. Zwischen diesen und dem Urogenital-Kanal liegen die Schenkel des Corp. cavern. urethrae. Im Centrum der Crura des letzteren verläuft eine starke Arterie, ein Zweig der Art. hypogastrica.

Überblicke ich die Anordnung der Corpora cavernosa im Penis der Beutler, dann komme ich zu folgendem Ergebnisse.

1. Corpora cavernosa penis. Die von mächtigen Muskelkapseln umgebenen Schenkel dieser Schwellkörper verbinden sich median zu einer einzigen Masse, welche den Urogenital-Kanal an dessen dorsaler Seite hufeisenförmig umgibt (Didelphyidae, Dasyuridae, Peramelidae, Macropodinae). Apical trennt sich diese Masse wieder in zwei Hälften bei Formen mit getrennten Penisspitzen (Didelphyidae, *Phascologale*, *Dasyurus*, *Perameles* [4]). Bei Macropodinae ist die Entwicklung der Crura asymmetrisch, indem nur der linke Schenkel sich durch den ganzen Penis hindurch fortsetzt.

Bei Phascolomidae bleiben die beiden Corpora cavernosa penis gänzlich getrennt und weit voneinander entfernt.

Die C. c. penis besitzen eine mächtige Tunica albuginea; es kommen in ihnen nur wenige Blutlacunen vor. Sie verdienen daher mehr den Namen Corpus fibrosum als C. cavernosum.

2. Corpus cavernosum urethrae. Es besitzt gleichfalls zwei von Muskeln umgebene Crura, welche median in der Höhe der Einmündung der Cowperschen Drüsen zusammentreten. Von da an umgeben ihre Lacunen den Urogenital-Kanal in verschiedener Ausdehnung. Eine Tunica albuginea als äußere Umgrenzung fehlt. Apical schwillt es zu einem

3. Corpus cavernosum glandis an. Dieser Teil wird wie beim Menschen von einer Art. dorsalis penis aus gespeist. Am geringsten entwickelt fand ich das ganze C. c. urethrae bei *Perameles*, am stärksten bei *Phascolomys*.

4. Besondere Schwellkörper kommen als Differenzierungsprodukte des C. c. penis bei einigen Dasyuridae (*Dasyurus*, *Sminthopsis*) vor (*Phascologale* nach Gerhardt).

Was die Ontogenie der Schwellkörper betrifft, so zeigen die

Corpora cavernosa penis bei den jüngsten von mir untersuchten Beuteljungen eigentlich schon dieselbe Form, welche sie im erwachsenen Tiere besitzen.

Bei kleinen Beuteljungen liegt oral von der Anlage des Urogenital-Kanales (bzw. der Phallusleiste) ein Strang dichtgefügter mesodermaler Zellen, welcher sich in zwei Crura trennt, die bis in die Nähe der Tubera ischii zu verfolgen sind. Am apicalen Ende ist dieser Zellstrang bei den Formen mit getrennten Penisenden zweigeteilt. Auch bei Monodelphen bilden die später paarigen Corpora cavernosa zuerst einen einheitlichen medianen Zellstrang, worauf schon von Nicolas, Retterer, Eichbaum, Tourneux und in letzter Zeit von Lichtenberg hingewiesen worden ist.

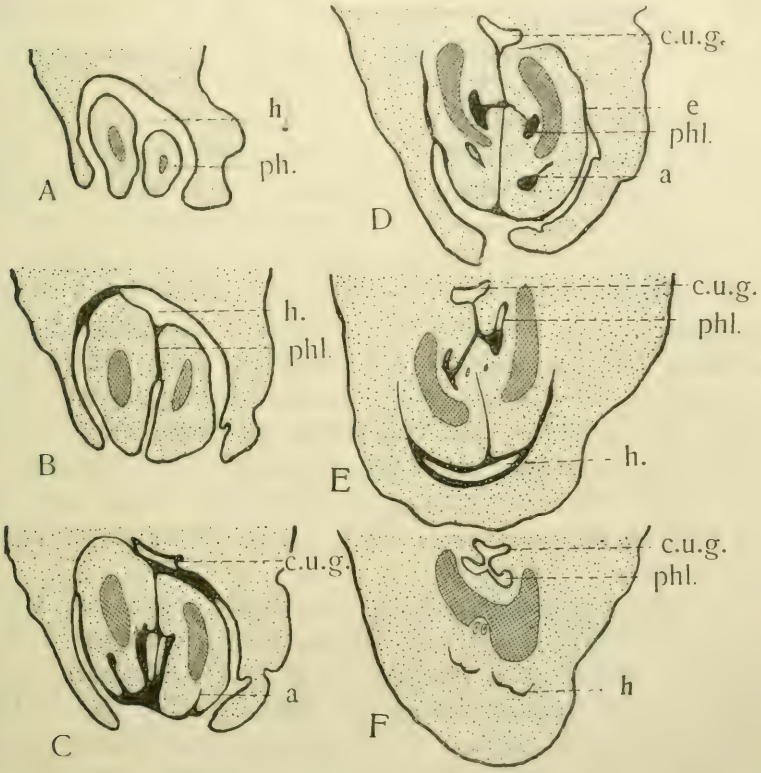
Erst ziemlich spät differenzieren sich aus dieser Anlage die Corpora cavernosa penis. Erstens bilden sich die peripheren Zellschichten in eine derbe Tunica albuginea um und zweitens entstehen im Innern allmählich die Blutlacunen, und zwar wie mir scheint, in der Richtung von der Peniswurzel zur Spitze hin. Die Aufteilung des anfänglich einfachen Zellstranges in den paarigen Schwellkörper ist eine verschiedene. Nur bei *Phascolomys* treten schließlich zwei völlig getrennte Schwellkörper auf. Die Möglichkeit besteht, daß sie vielleicht schon vom ersten Auftreten an paarig waren. Asymmetrisch gestalten sich die Penisschwellkörper bei den Macropodinae. Während bei Beuteljungen die Anlage ganz symmetrisch ist, wird nach und nach der ganze im Penis verlaufende Zellstrang in das linke C. cavern. penis übergeführt. Das rechte erstreckt sich nur wenig in den Penis hinein (vgl. Beschreibung von *Macropus*).

Hiermit tritt bei den Macropodinae ein Zustand auf, wie er bei den mit einem Penis versehenen Vögeln (Straußen, Enten, Gänsen) vorkommt. Nach der Beschreibung von Johannes Müller ist der Penis dieser Tiere jedoch mit »zwei an der Basis verwachsenen, nach der Eichel zu asymmetrische Schenkel bildenden fibrösen Körpern ausgestattet« (zit. nach Pomayer). Eine gleiche Erscheinung kommt bei einigen Säugetieren vor. Die Entwicklung des Corpus cavernosum urethrae und des C. cav. glandis stimmt, soweit meine Beobachtungen reichen, mit derjenigen bei monodelphen Säugern und dem Menschen überein. Nur fehlt den Beutlern eine Tunica albuginea als äußere Umgrenzung dieses Schwellkörpers.

Penistasche.

Der nicht erigierte Penis liegt mehr oder weniger tief in einer Tasche versteckt, welche ich als Penistasche bezeichnet habe. Ich wählte diesen indifferenten Namen, weil mir die Bezeichnungen »Präputialtasche« oder »Glandarium« nicht für alle Beutlerformen in gleichem Maße berechtigt vorkamen. Die Genese der Penistasche

Fig. 19.



Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Didelphys aurita*. ♂ 15 cm.
h. Lumen der Penistasche; *ph*. Phallus; *phl*. Phallusleiste; *c.u.g*. Urogenital-Kanal; *a*. Sinus im Phallus.

kommt nämlich bei verschiedenen Beutlern nicht in derselben Weise zustande.

Die primitivsten Verhältnisse, welche sich dem Monotremenzustande anschließen, zeigen die Didelphiden.

Der Penis, welcher bei kleinen Beuteljungen in der Form eines konischen Zapfens frei hervorragt, wird bei *Didelphys* allmählich von zwei Wülsten der seitlichen Ectodäumwandung umwachsen, welche

sich, oral von ihm, in der Medianlinie begegnen und hier miteinander verwachsen. In Fig. 19 ist die Bildung der Penistasche beim Beuteljungen von 15 cm zu sehen. In Fig. 19*A* werden die getrennten Penisspitzen teilweise von den zwei Wülsten umgeben, welche (Fig. 19*B—D*) sich allmählich nähern und schließlich verschmelzen (Fig. 19*E*).

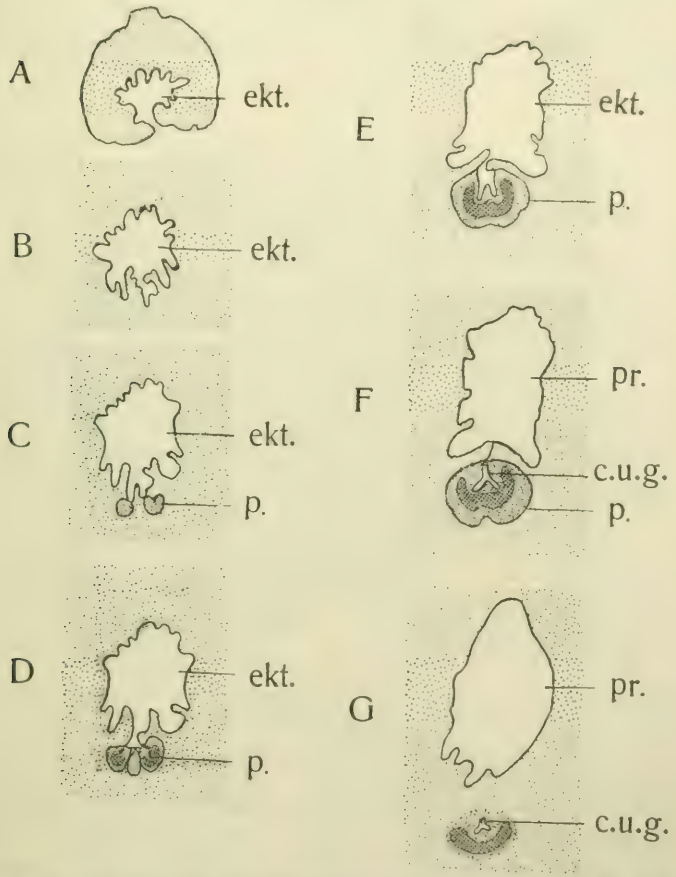
Ob die so entstandene Penistasche sich später noch vertieft, etwa dadurch, daß das Epithel der inneren Oberfläche in das Penisgewebe hineinwuchert (Glandarlamelle), muß ich unentschieden lassen, obwohl es mir im Zusammenhang mit der Topographie der den Penis aufbauenden Teile nicht sehr wahrscheinlich vorkommt. Beim erwachsenen *Didelphys* beobachtet man bisweilen auf der vorderen Wandung der Penistasche eine Art Raphe, welche vielleicht als das Produkt des Zusammenwachsens der zwei seitlichen Wülste anzusehen ist. Diese Genese ist in zweierlei Hinsicht von Wichtigkeit. Erstens führt sie uns einen Bildungsmodus vor Augen, wie er nach Keibels bekannten Untersuchungen teilweise bei *Echidna* angetroffen wird (l. c. S. 193). Zweitens führt die Beobachtung zur Erkennung der Tatsache, daß die Pars libera penis von *Didelphys* dem ganzen, frei hervorragenden Phallushöcker entspricht. Eine Teilung in sog. Glans und Glandarium im Sinne Fleischmanns durch Hineinwucherung einer Glandarlamelle trifft höchstens für einen kleinen Teil der Pars libera zu; daher kann diese auch nicht ohne weiteres der Glans penis (nach Fleischmann) andrer Säuger homolog sein.

Bei *Dasyurus* ist die Genese der Penistasche eine andre. Meinen früheren Beschreibungen (l. c. S. 304) entnehme ich folgendes. Beim männlichen Beuteljungen von 19,6 mm ist eine epitheliale Glandarlamelle eben aufgetreten; sie hat eine Höhe von 45 μ und ist 150 μ von der Penisspitze entfernt. Diese Lamelle trennt also einen centralen Mesodermkern von einer peripheren Schicht. Nach Fleischmann konnte man hier von einer Glans und einem Glandarium reden.

Der Penis wächst zunächst stark in die Länge, beim Beuteljungen von 53 mm fängt die Glandarlamelle sogar erst 630 μ von der Penisspitze entfernt an. Sie hat inzwischen auch an Länge zugenommen, da sie eine Strecke von 795 μ in das Penisgewebe eindringt. Bei der weiteren Entwicklung haben wir dann einen doppelten Prozeß zu unterscheiden. Durch tieferes Eindringen der Glandarlamelle wird ein immer größerer Teil des Penis im centralen Teil (Pars libera) von einer peripheren Hülle (Penistasche) getrennt.

Die Wandung der Penistasche wächst viel schneller als der Penis, wodurch der erst frei hervorragende Penisabschnitt allmählich in die Penistasche hineinbezogen wird, bis schließlich der ganze Penis von der äußeren Körperoberfläche verschwunden ist. Es sind also am Penis von *Dasyurus* eigentlich zwei Teile zu unterscheiden,

Fig. 20.



Querschnitte durch die männlichen Geschlechtsorgane von *Sminthopsis crassicaudatus*. *ekt.* Ectodäum; *pr.* Proctodäum; *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *p.* Penis.

der apicale Teil, der von der Wandung der Penistasche umwachsen wird, und ein andrer Teil, welcher durch Einwucherung des Epithels der Glandarlamelle aus seiner Umgebung herausgeschält worden ist. Äußerlich ist am Penis des erwachsenen Tieres keine Grenze zwischen diesen zwei Abschnitten zu beobachten. Beim ältesten, mir zur Verfügung stehenden Beuteljungen von *Dasyurus* (53 mm) umgab

die Glandarlamelle noch nicht die ganze Peniscircumferenz, so daß ich nicht die Bildung einer Raphe (praeputii) habe wahrnehmen können.

Der dritte Schwellkörper bei *Dasyurus* entsteht dadurch, daß eine ringförmige Epithelmasse in das Phallusgewebe hineinwuchert. Diese epitheliale Doppellamelle liegt in der Mitte der Glandarlamelle und an der oralen Seite des Penis (vgl. l. c. Fig. 24). Nach Ablösung der Epithelien liegt dann der dritte Schwellkörper oral vom Penis in der Penistasche.

Fig. 21.

Querschnitt durch den Penis von *Sminthopsis crassicaudatus*. Verg. 115. *c.c.g.* Corp. cavern. glandis; *g.l.* Glandarlamelle; *c.c.p.* Corp. cavern. penis, *phl.* Phallusleiste; *e.* Lumen des Ectodäums.

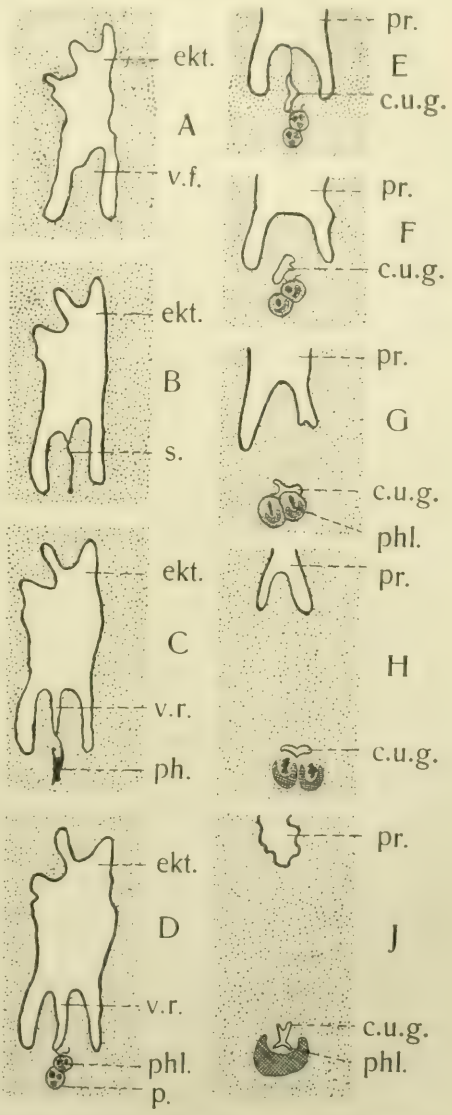
Die Genese der Penistasche bei *Phascologale* ist der von *Dasyurus* sehr ähnlich. Verschieden davon ist der Befund bei *Sminthopsis crassicaudatus*. Das bei diesem Tiere gefundene Verhalten führt hinüber zu dem Zustande, der für *Perameles* charakteristisch ist.

Der Penis (und Clitoris) von *Sminthopsis* ist nicht frei, sondern liegt im Bindegewebe der oralen Ectodäumwandung eingebettet.

Durchmustert man die Querschnittserie von der Penisapex an dann fällt zuerst auf, daß es nicht eine, sondern zwei Glandarlamellen gibt. Eine jede umgibt eine der Penisspitzen (Fig. 20 *C*). Nach einigen Schnitten tritt sogar eine dritte, zwischen beiden Glandarlamellen gelagerte epitheliale Doppellamelle auf (Fig. 20 *D*). Das innerhalb dieser Lamelle befindliche Gewebe unterscheidet sich von dem

Penisspitzen dadurch, daß es kein Corpus cavernosum enthält. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich in diesem, allerdings bei *Sminthopsis* sehr kleinen Organ ein Homologon des dritten Corpus cavernosum von *Dasyurus* erblicke. Nach einigen Schnitten verbinden sich die drei epithelialen Lamellen miteinander, und es resultiert daraus eine einzige, hufeisenförmig gestaltete Glandarlamelle, wie sie in Fig. 21 dargestellt ist. Diese ist, allmählich an Ausdehnung sich verringernd, durch viele Schnitte zu verfolgen. Nur durch Lösung der Epithelien kann bei diesem Tiere, ebenso wie bei *Perameles* der Penis beweglich werden und aus der Penistasche hervorgestreckt werden. Es besteht ein gut entwickelter M. retractor penis.

Fig. 22.



Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Perameles*. ♂ 25 cm. *ekt.* Ectodäum; *v.f.* ventrale Falte; *v.r.* ventrale Rinne; *phl.* Phallus; *p.* Präputiallamelle; *pr.* Proctodäum; *c.u.g.* Urogenital-Kanal.

Entwicklungsvorgänge bei *Perameles*. Der ursprünglich frei hervorragende Phallus wird erst allmählich in das Gewebe der oralen Ectodäumwandung aufgenommen. Das Epithel, das die anfangs freie Phallusoberfläche bedeckt, scheint dabei verloren zu gehen (*Perameles* 11 cm). Erst später wachsen, wie mir scheinen will, von der Wandung des Ectodäums ausgehend, zwei Glandarlamellen nach innen. Diese sind circulär, berühren sich in der Medianlinie und stehen

an der Penisspitze mit dem Epithel der Ectodäumwandung im Zusammenhang (*Perameles* von 25 cm). *Perameles* unterscheidet sich hierin wesentlich von andern Beutlern. Erstens haben wir, gewiß wohl als große Ausnahme, die Bildung von zwei Glandarlamellen zu verzeichnen. Werden später durch die Delamination der Epithelien von den Glandarlamellen die von ihnen umschlossenen Penisabschnitte beweglich, dann treten getrennte Penisspitzen auf. Diese sind bei *Perameles* jedoch genetisch nicht mit den getrennten Penisspitzen von *Didelphys* homolog. Indem sie bei dieser Form durch Delamination der Zellen von der Phallusleiste entstehen, eine jede Penisspitze also die Hälfte des ursprünglichen Phallushöckers vorstellt, kommt die Bildung bei *Perameles* durch die Einwucherung der zwei Glandarlamellen zustande. Eine jede der so entstandenen Penisspitzen enthält bei *Perameles* Corpora cavernosa und einen Epithelstrang; letzterer ist ein Produkt der Phallusleiste und stellt die Anlage der Samenröhre vor. Erst später bekommt sie ein Lumen. (Vergl. Fig. 22.)

Den Beschreibungen von Hill nach tritt auch beim weiblichen Geschlechte eine doppelte Glandarlamelle auf. Anscheinend lösen sich die Zellen dieser Doppellamellen nicht, und es bleibt die Clitoris also zeitlebens an die vordere Wand des Ectodäums angeschlossen. Beim erwachsenen *Perameles*-Weibchen zeichnet Hill die zwei Glandarlamellen ebenso, wie ich sie beim Männchen von 25 cm antreffe.

Von den Phascolomidae stand mir kein entwicklungsgeschichtliches Material zu Gebote; ich kann daher nur einige Mitteilungen über die Penistasche beim erwachsenen Tiere machen. Diese ist, wie Fig. 4 auf Taf. V zeigt, sehr tief. Die kurze, dicke Pars libera penis füllt sie nur teilweise. Bei Betrachtung der inneren Oberfläche der Tasche fällt sofort das verschiedene Aussehen zweier Teile auf. Die den Penis umgebende obere Hälfte der Tasche zeigt eine fast vollkommen glatte Oberfläche, welche keine Stacheln trägt. Die untere dagegen besitzt eine stark gerunzelte Oberfläche, welche an der äußeren Öffnung allmählich in die äußere Haut übergeht. Ihre Oberfläche besitzt Haare. Auch die Penisoberfläche läßt deutlich zwei Teile unterscheiden. Der obere ist glatt und mit Stacheln besetzt, der untere, nur die Spitze einnehmende Teil besitzt solche nicht.

Ich habe die zwei Teile der Penistasche deswegen so scharf unterschieden, weil ich meine, daß sie genetisch wohl zu trennen

sind. Doch werde ich das näher bei Besprechung der Genese der Penistasche bei den Phalangeridae erörtern.

Es kommen bei den Vertretern der drei Gruppen der Phalangeridae keine Unterschiede in der Bildung einer Penistasche vor. Ich kann mich daher auf die Beschreibung einer einzigen Species beschränken. Ich wähle dafür *Halmaturus thetidis*.

Die Anlage einer Penistasche tritt ziemlich spät auf, bei einem Beuteljungen von 10,4 cm besteht sie noch nicht. Bei ihm ragt der Penis noch weit über die Oberfläche der Ectodäumwandung hervor (540 μ).

Bei einem Beuteljungen von 16,4 cm besteht eine Glandarlamelle in einer Ausdehnung von 560 μ. Die Lamelle dringt in einer Entfernung von 1280 μ von der Penisspitze in das Penisgewebe ein; äußerlich ist diese Stelle durch eine Furche auf der Oberfläche des Penis bemerkbar. Nur im meist apicalen Teile ist diese Furche eine circuläre, höher hinauf ist sie immer mehr auf die orale Penisoberfläche beschränkt.

Wie die Querschnitte aus verschiedenen Stadien lehren, umwächst die Glandarlamelle erst allmählich die Peniscircumferenz von der Spitze zur Wurzel hin. Beide Ränder treten an der rectalen Seite in einer Raphe zusammen, wie es für verschiedene monodelphe Säuger (Schaf, Cavia, Katze) in den Arbeiten Fleischmanns auseinandergesetzt ist. Die Querschnitte lehren uns des weiteren, daß der oral aus der Phallusleiste in das Penisgewebe hineinwachsende Zellstrang ganz in demjenigen Penisabschnitte gelagert ist, der außerhalb der Anfangsstelle der Glandarlamelle sich befindet, also in der frei hervorragenden Penisspitze.

Beim Beuteljungen von 18,5 cm verhalten sich die unterschiedenen Teile folgendermaßen. Die Glandarlamelle hat eine Höhe von 840 μ erreicht; die Stelle, wo sie in das Gewebe des Penis eindringt, ist 3400 μ von der Spitze entfernt. Hieraus ist der Schluß zu ziehen, daß nicht allein die Höhe der Glandarlamelle zugenommen hat, sondern daß auch der apical von ihr gelagerte Penisabschnitt ziemlich stark gewachsen ist. Dieses Wachstum geht weiter aus der Tatsache hervor, daß der ebenerwähnte Zellstrang noch immer in der freien Penisapex sich befindet, obwohl er an Länge zugenommen und ein Lumen bekommen hat.

Schreiten wir jetzt zum Beuteljungen von 19,5 cm. Die Höhe der Glandarlamelle beträgt jetzt 4700 μ, ihr Abstand von der Penisspitze ist 400 μ. Wiederum also eine Höhenzunahme der Glandarlamelle. Doch ist dem vorigen Beuteljungen gegenüber eine Ände-

rung aufgetreten. Während beim Beuteljungen von 18,5 cm der erwähnte Zellstrang bzw. Blindkanal apical vom Rande der Glandarlamelle liegt, findet man jetzt die Stelle, wo diese Lamelle anfängt, mit der Bifurcationsstelle des Urogenitalkanals fast in gleicher Höhe. Das bedeutet, daß der Blindkanal jetzt fast ganz in dem Teile des Penis lagert, der von einer Glandarlamelle umgeben ist. Diese Umbildung der Topographie kann nur in einer Weise zustande gekommen sein, nämlich dadurch, daß neben einer Einwachsung der Lamelle in das Penisgewebe auch eine Umwachsung der Penisspitze durch das umgebende Gewebe stattgefunden hat. Diese Umwachsung geht langsam weiter, sie führt zu einer allmählichen Aufnahme der Spitze in die Penistasche, so daß beim erwachsenen Tiere der ganze Penis in der Tasche versteckt liegt.

Öffnet man die Penistasche von *Halmaturus*, dann sind an der Innenfläche wieder zwei Teile zu unterscheiden, welche durch das Oberflächenrelief sich unterscheiden. Der obere, den größten Teil des Penis umgebende Teil besitzt ein fast glattes, der Penisoberfläche ähnelndes Aussehen; der untere Teil hat eine gerunzelte Oberfläche, welche mehr mit der äußeren Hautbedeckung übereinstimmt. Wahrscheinlich sind dies die beiden in ihrer Genese differenten Abschnitte.

Canalis urogenitalis.

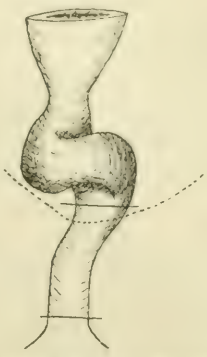
Ich werde bei dessen Beschreibung zwei Abschnitte unterscheiden: 1. den vom Anfange bis zur Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen und 2. den von letztgenannter Stelle bis zur äußeren Öffnung gelangenden Abschnitt.

1. Craniale Hälfte. Die obere Hälfte des Urogenital-Kanales ist ein Produkt des entodermalen Sinus urogenitalis und gestaltet sich bei den verschiedenen Species zu einem Kanal von verschiedener Form und Länge.

Bei Didelphiden ist er ein dicker, caudalwärts sich ein wenig verjüngender Schlauch. Das untere Ende liegt ungefähr in der Höhe des Unterrandes der Symphyse. Der Übergang von der Blase in den Urogenital-Kanal überragt den oberen Symphysenrand beträchtlich (Fig. 23). Der sehr lange Tractus verläuft dabei nicht gerade, sondern besitzt in seiner oberen Hälfte eine spiralige Drehung; von einem verticalen Verlaufe biegt er plötzlich horizontal um und zieht nach kurzem horizontalen Verlaufe in der ursprünglichen Richtung weiter (Fig. 23). Diese Drehung liegt im intraperitonealen Teile des

Urogenital-Tractus. Bei den übrigen Beutlern ist der Urogenital-Kanal verhältnismäßig viel kürzer. Am besten ist die Form einem Keile zu vergleichen, der mit seiner Basis cranialwärts steht und dessen Spitze an der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen liegt. Der ganze Tractus verläuft gestreckt hinter der Symphyse und kommt in seiner Länge ungefähr mit der Höhe der Symphyse überein. Er ist mit letzterer durch lockeres Bindegewebe verbunden. Strafferes Gewebe fand ich, namentlich bei Macropodinae, nur zwischen unterem Symphysenrand und Wandung des Urogenital-Kanales.

Fig. 23.



Oberer Teil des Urogenital-Kanales von *Didelphys marsupialis*. — Grenze der Symphyse; ····· Grenze des Peritoneums.

Außer bei den ebenerwähnten Didelphiden liegt der ganze Urogenital-Kanal extraperitoneal. Seine Form wird fast ausschließlich durch die excessive Entwicklung der Gl. urethrales (und der Prostata bei *Macropus*) bedingt. Für die Beschreibung dieser Drüsen verweise ich auf das Kapitel »Accessorische Geschlechtsdrüsen«. Durch die allmähliche Reduction der Drüsen in caudaler Richtung verjüngt sich der Urogenital-Kanal in derselben Richtung. Im alleruntersten Teile fehlen die Drüsen. Außen wird die Drüsenschicht von glatter Muskulatur umgeben, deren Bündel in transversaler Richtung verlaufen. Früher habe ich sie als M. circularis urethrae unterschieden. Oudemans hat im obersten Teile des Urogenital-Kanales von *Perameles* einen quergestreiften Muskel gefunden und als M. urethralis beschrieben, der den andern Marsupialiern vollständig fehlt.

Das Lumen des Urogenital-Kanales ist, abgesehen vom obersten Teile, wo die Ductus deferentes einmünden, von ziemlich gleichem Umfange. Die Schleimhaut bildet im allgemeinen längsverlaufende Falten, wodurch das Lumen auf Querschnitten sich mehr oder weniger sternförmig gestaltet. Es ist mit einem mehrschichtigen Epithel austapeziert.

Die Öffnungen der Urethraldrüsen sind als feine Pünktchen schon mit unbewaffnetem Auge auf der Schleimhautoberfläche zu sehen. Eine besondere Besprechung erheischt der oberste Teil des Urogenital-Kanales mit den Einmündungsstellen der Ductus deferentes, wo das Lumen mehr oder weniger spindelförmig erweitert ist. Bei *Didelphys* ragen auf der dorsalen Wand dieses Teiles zwei ziemlich lange und schmale Papillen hervor, welche mit schräg caudal-

wärts gerichteten Ostien in den Urogenital-Kanal einmünden. Es sind dies die beiden, sich in das Lumen hinein erstreckenden Enden der Ductus deferentes (Fig. 6, Taf. V).

Bei *Dasyurus* münden letztere dicht nebeneinander auf einer, von der dorsalen Oberfläche des Urogenital-Kanales in das Lumen hineinragenden Erhöhung, welcher der Namen Colliculus seminalis beizulegen ist. Gleiches findet sich bei *Perameles*.

Einen großen und gut ausgebildeten Colliculus seminalis besitzt *Phascolomys* (Fig. 7, Taf. V). Der Urogenital-Kanal ist im obersten Teile stark spindelförmig erweitert. Von der dorsalen Wand ragt hier ein länglich ovoider Schleimhautwulst in das Lumen des Kanales, der sich nach oben zu in das Schleimhautgebiet des Trigonum Lieutaudi fortsetzt. Nach unten geht er in eine kräftige Längsfalte im Urogenital-Kanale über, welche caudalwärts allmählich niedriger wird. In der Mitte dieses Hügels lagern die Ostien der Samenleiter, ferner sind auf der Oberfläche (außer zwischen den beiden Ostien der Ductus deferentes) die Öffnungen von Urethraldrüsen zu erkennen. Auf der Mitte des Colliculus zwischen den zwei Ostien ist noch eine schmale Längsfalte der Schleimhaut zu sehen.

Den Phalangerinae kommt ein Colliculus seminalis zu, doch scheint er nicht so kräftig ausgebildet zu sein wie bei *Phascolomys*. Bei einem *Phalangista vulpina* von 11 cm (Beuteljunges), mündeten die Ductus deferentes auf der Oberfläche des Colliculus seminalis, bei einem erwachsenen *Phalangista lemurina* sah ich einen länglichen und schmalen Colliculus, daneben auf kurzen Papillen die Ostien der Ductus deferentes (Fig. 8, Taf. V).

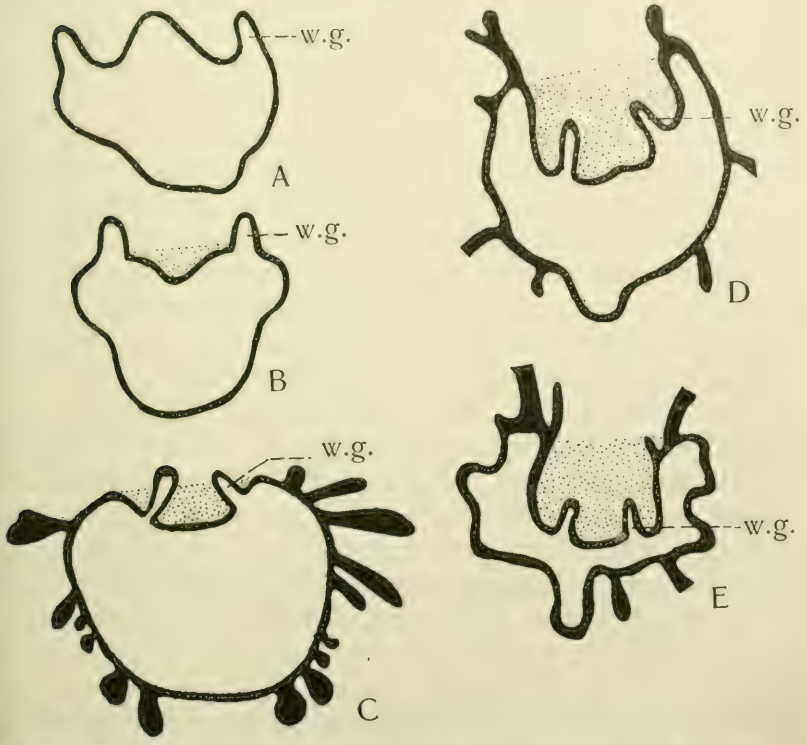
Hypsiprymnus bildet eine Ausnahme. Obwohl der craniale Teil des Urogenital-Kanales eine selbst stark ausgesprochene Erweiterung besitzt (vgl. Fig. 9 auf Taf. V), ist von einem Colliculus seminalis nichts zu sehen. Dagegen hängen, von der dorsalen Wand des Verbindungsstückes zwischen Blase und Urogenital-Kanal ausgehend, zwei mächtige und einander angelagerte Papillen mit caudalwärts gerichteten Ostien in das Lumen des Urogenital-Kanales vor.

Den Macropodinae kommt ein Colliculus seminalis in typischer Ausbildung zu.

Ich konnte die Entwicklung des Samenhügels an den Beuteljungen von *Halmaturus thetidis* studieren und gebe zunächst meine Befunde wieder. Bei einem Beuteljungen von 28 mm münden die beiden Wolffschen Gänge in der lateralen Wand des Sinus urogenitalis, etwas der dorsalen Seite genähert. Die zwischen beiden

Gängen gelagerte Wandstrecke ist nicht in das Lumen des Sinus vorgebuchtet; es besteht also noch kein Colliculus seminalis. (Fig. 28*a*.) Hierin zeigt *Halmaturus* Übereinstimmung mit monodelphen Säugern und dem Menschen, denn nach Felix (l. c. S. 438) findet »beim Menschen der Durchbruch der Wolffschen Gänge in die Cloake auffallend weit caudal und ventral statt; ihre spätere dorsale Lage zur

Fig. 24.



Entwicklung des Colliculus seminalis bei *Halmaturus thetidis*. A Beuteljunges 28 mm; B Beuteljunges 32 mm; C Beuteljunges 104 mm; D Beuteljunges 164 mm; E Beuteljunges 190 mm.

Harnblasen-Harnröhrenanlage können wir wohl nur durch die Annahme erklären, daß die Wandstrecke der Cloakenwand zwischen der Mündung des primitiven Harnleiters und dem lateralen Umfang der Cloakenmembran stärker als ihre Umgebung wächst und so die Mündung dorsalwärts verlagert«.

Beim Beuteljungen von 32 mm münden die Wolffschen Gänge bereits auf der dorsalen Wandung des Urogenital-Sinus aus. Die Wandstrecke zwischen den beiderseitigen Einmündungsstellen buchtet sich konvex in das Lumen vor (Fig. 24*B*). Diese Einbuchtung wird

cranialwärts sowie caudalwärts niedriger, d. h. es hat sich schon ein Colliculus seminalis ausgebildet. Der Abstand zwischen beiden Einmündungsstellen hat sich indessen nicht vergrößert, er ist derselbe wie beim Beuteljungen von 28 mm.

Auf Figur 24 *C*, welche das eines Beuteljungen von 10,4 cm wiedergiebt, münden die Wolffschen Gänge bereits auf den Samenhügel. Ihre Ostien sind lateralwärts gerichtet. Auch hier ist deren Abstand noch ebenso groß wie beim vorigen Beuteljungen, obwohl der Umfang des Urogenital-Tractus stark zugenommen hat. Die Anlagen der Urethraldrüsen liegen lateral von den Wolffschen Gängen. Beim Beuteljungen von 16,4 cm hat der Colliculus seminalis an Ausdehnung stark zugenommen (Fig. 24 *D*). Die Wolffschen Gänge münden an der Übergangsstelle der vorderen und seitlichen Wandung des Samenhügels aus. Die Urethraldrüsenanlagen sind noch nicht auf den Colliculus gerückt. Beim Tierchen von 19 cm ist der bleibende Zustand erreicht. Die Ductus deferentes münden, noch immer in derselben Entfernung voneinander, auf der vorderen Wand des Colliculus seminalis aus. Auch hier bleibt das Gebiet des Samenhügels noch frei von Urethraldrüsen.

Wir ersehen hieraus, daß ein Colliculus seminalis dadurch entsteht, daß die anfangs konkave Wandstrecke zwischen beiden Wolffschen Gängen konvex in das Lumen des Sinus urogenitalis vorbuchtet. Diese Wandstrecke wächst bei der weiteren Entwicklung nicht mehr. Indem sich nach und nach ein immer größerer Teil der Wandung in das Lumen des Urogenital-Tractus vorbuchtet, werden die Ostien der Ductus deferentes allmählich auf den Samenhügel verlegt.

Daß kein Zusammenhang zwischen Bildung des Colliculus seminalis und Herantreten der Müllerschen Gänge an die dorsale Wandung des Urogenital-Tratus besteht, geht aus dem oben Gesagten deutlich hervor. Erstens ist ein Colliculus seminalis bereits vorhanden, bevor die Müllerschen Gänge sich voll entwickelt haben, und zweitens sehen wir einen gut ausgebildeten Samenhügel auch bei den Macropodinae, bei denen die Müllerschen Gänge niemals den Urogenital-Sinus erreichen, sondern in die Wolffschen Gänge ausmünden. Daß in dieser Hinsicht die Beutler nicht ganz isoliert dastehen, geht aus den Beschreibungen von Kwietniewski (21) hervor, der bei *Cavia* von einem Colliculus seminalis spricht, noch bevor sich die Müllerschen Gänge entwickelt haben (Embryo von 15 mm) (l. c. S. 242.)

Der Colliculus seminalis hat somit eine andre Bedeutung als diejenige, welche ihm, hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen Mihalkovics, Keibels u. a., zugeschrieben ist. Felix sagt hierüber (l. c. S. 77) »An der dorsalen Wand des Sinus urogenitalis angelangt, brechen die Müllerschen Gänge nicht sofort durch, sondern bleiben eine lange Zeit blind geschlossen liegen. Vor ihrem Durchbruch buchten sie die Wand des Sinus ein und bilden eine Papille, auf welcher später die gemeinsame Mündung erfolgt. Die Papille hat v. Mihalkovic den Müllerschen Hügel getauft.«

Es erhebt sich die Frage, welche Ursache für das Auftreten eines Colliculus seminalis besteht, und welche Bedeutung ihm zukommt. Die Antwort auf diese Frage würde den Rahmen vorliegender Arbeit überschreiten. Ausgebreitetere vergleichende Untersuchungen haben die Bedeutung des Samenhügels ans Licht zu stellen. Wir können nur feststellen, daß der Colliculus seminalis eine, wahrscheinlich allen Säugetieren außer den Monotremen zukommende Einrichtung im Urogenital-Kanal ist.

2. Caudale Hälfte des Urogenital-Kanales. Die caudale Hälfte des Urogenital-Kanales liegt zwischen Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen und äußerer Öffnung. Zum richtigen Verständnisse der Bilder, welche uns beim Studium dieses Abschnittes vor Augen treten, ist es unumgänglich nötig, die Ontogenie der betreffenden Teile heranzuziehen. Erst dadurch ist man imstande, eine Erklärung für den so abweichenden Bau des Urogenital-Kanales bei den verschiedenen Beutlern zu geben. Daneben scheinen mir die Befunde bei Marsupialiern wichtig auch für die Deutung und Homologisierung des caudalen Teiles des Urogenital-Kanales bei andern Säugern und dem Menschen. An andrer Stelle habe ich (5) kurz über die Entwicklungsgeschichte des Urogenital-Kanales bei drei Beutlerformen (*Perameles*, *Didelphys*, *Halmaturus*) berichtet und meine Ansichten über das Wesen dieses Tractus auseinandergesetzt. Ich beginne die Beschreibung mit der Gattung *Perameles:*

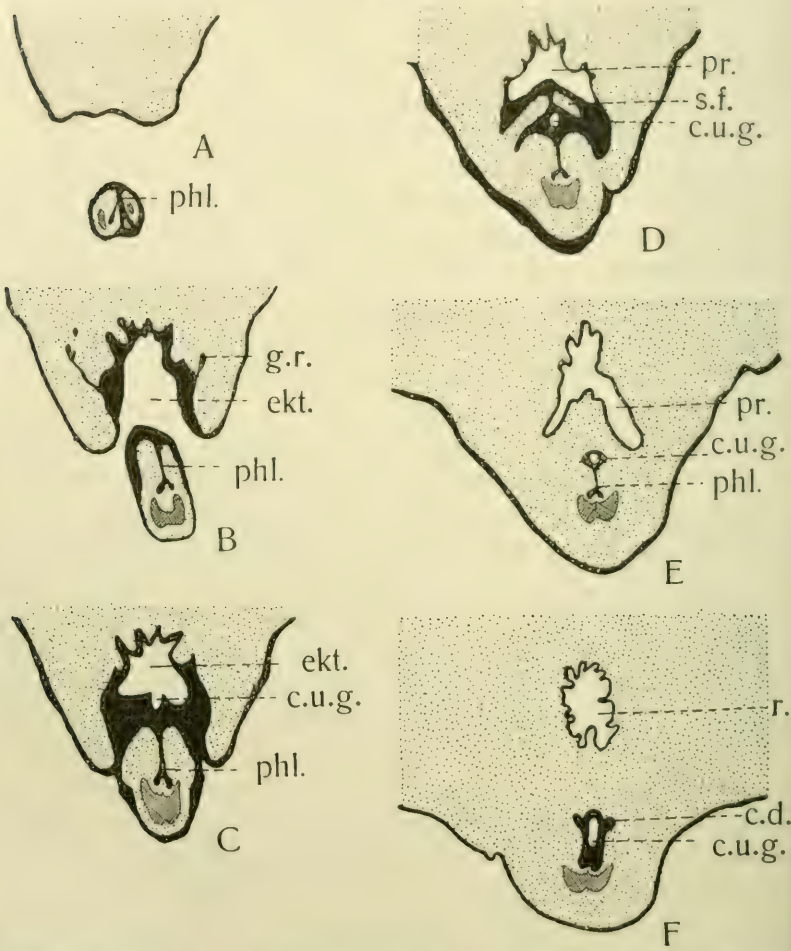
Das jüngste von mir untersuchte Objekt hat eine Länge von 50 mm[1]. Das apicale Ende des frei hervorragenden Phallus wird durch die Phallusleiste[2] (Fig. 25*phl*) in zwei Hälften zerlegt. Gegen die Wurzel des Phallus hin schneidet die Leiste von der rectalen

[1] Fadenlänge von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel.

[2] Phallusleiste (Fleischmann) = bouchon cloacal, lame cloacale, lame uréthrale (Tourneux), Cloakenplatte, Urogenital-Platte (Keibel, Disse), Urethralleiste (Paschkis), Cloakenseptum (Reichel), Urethralplatte (Lichtenberg).

Oberfläche ein und ist an ihrem Ende gabelig geteilt (Fig. 25 *B*). Sobald der Phallus in die orale Afterlippe übergegangen ist, (Fig. 25 *C*), tritt in dem sehr dicken Epithellager, welches die

Fig. 25.



Querschnitte durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Perameles*. ♂ 50 mm. *phl.* Phallusleiste; *ekt.* Ectodäum; *g.r.* Rectaldrüsenanlage; *c.u.g.* Urogenitəl-Kanal; *pr.* Proctodäum; *s.f.* Mesodermmasse von der seitlichen Wand des Ectodäums; *r.* Rectum; *c.d.* Cowpersche Drüse.

rectale Phallusoberfläche bedeckt, eine Spalte auf (Fig. 25 *C*, *c. u. g.*), welche die äußere Öffnung des Tractus urogenitalis ist. Wie der Fig. 25 *C* zu entnehmen ist, ist die epitheliale Bekleidung der in das Ectodäum schauenden Phallusoberfläche sehr viel dicker als diejenige des übrigen Teiles. Nach einigen Schnitten wird das Lumen

des Urogenital-Kanales von der Oberfläche durch zwei mesodermale Massen abgeschnürt, welche von den seitlichen Wandungen des Ectodäums medianwärts vorragen und sich miteinander verbinden. In Fig. 25*D* sind sie beinahe miteinander verschmolzen. In dieser Weise kommt das Lumen des Urogenital-Kanales erst im Gebiete des Epithels zustande, welches die rectale Phallusoberfläche bedeckt (Fig. 25*D*). Sobald sich durch Vereinigung der Mesodermmassen in der Medianlinie Proctodäum (Fig. 25*E pr*) und Urogenital-Kanal (*c.u.g.*) voneinander getrennt haben, sind an letzterem zwei Teile zu erkennen, erstens der von Ectoderm umrandete Kanal, zweitens eine der oralen Wand dieses Kanales aufsitzende Doppellamelle, welche die Fortsetzung der Phallusleiste darstellt.

Im mikroskopischen Bilde sind diese zwei Teile scharf gegeneinander begrenzt, wie Fig. 10 auf Tafel V lehrt. Der Urogenital-Kanal wird von mehreren Schichten circulär gelagerter platter, großer und blasser Zellen umrandet. Die tiefsten Zellschichten sind nicht sehr scharf gegen das untenliegende Bindegewebe abzugrenzen. Die Bindegewebskerne liegen an der rectalen Seite des Urogenital-Kanales (in der Figur nach oben) deutlich wie in Strömen zur Medianlinie hin gerichtet; sie sind daselbst nicht so dicht wie im Gebiete der Phallusleiste gelegen. Diese sitzt der oralen Urogenital-Wand auf und besteht, außer einem doppelten Stratum germinativum aus einigen Schichten dunkel tingierter Zellen, welche durch diese Färbung sich scharf gegen die blasseren Zellen des Urogenital-Epithels abgrenzen.

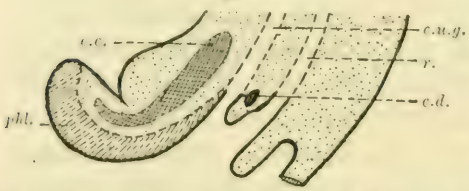
Während an dem vorzüglich konservierten Objekt an keiner Stelle Retraction vom Epithel des Urogenital-Kanales vom umgebenden Bindegewebe sich vorfindet, hat sich das Epithel der Phallusleiste an einigen Stellen vom Bindegewebe zurückgezogen (vergl. Fig. 10, Taf. V). Daß diese Retraction nicht die Ursache für die tiefere Färbung ist, beweisen die Stellen, wo eine derartige Retraction nicht besteht, und trotzdem die Tinktion gleich dunkel ist.

Dieser Aufbau des Urogenital-Kanales bleibt, abgesehen von einer etwas abnehmenden Höhe der Phallusleiste bis zur Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen (Fig. 25*F*) bestehen. Hier weichen die Blätter der Phallusleiste auseinander und gehen in die Wandung des entodermalen Teiles des Urogenital-Kanales über.

Die Cowperschen Drüsen münden im ectodermalen Teile des Urogenital-Kanales aus, d. h. in dem Teile, welchen wir als vom Ectodäum abgeschnürt erkannt haben.

Auf Fig. 26 habe ich versucht, den eben beschriebenen Zustand an einem schematischen Längsschnitte wiederzugeben. Für dieses Schema, sowie für die Schemata der folgenden zu beschreibenden Formen gilt, daß die Phallusleiste und ihre Produkte sowie das übrige Entoderm gestrichelt, das Ectoderm als durchgezogene Linie und das Corpus cavernosum doppelt schraffiert dargestellt sind. Bei einem *Perameles*-Beuteljungen von 11 cm liegt ein ganz andrer Zustand vor. Von einem frei hervorragenden Phallus ist nichts zu sehen. Der konische Colliculus urogenitalis trägt eine einfache etwa trapezförmige Öffnung. Die ersten Schnitte durch den Colliculus urogenitalis geben uns das Bild der Figur 27*A*. Das Lumen des Ectodäums ist etwa trapezförmig, die schmälere Seite liegt oral, die breitere Basis rectal. Die Mitte der oralen Wandung trägt eine schmale und hohe Falte (*v. f.*) auf deren etwas verbreiterter Spitze eine starke Ectodermwucherung, die Spitze des Phallus, sitzt (Fig. 27*ph*). Der ursprünglich frei hervorragende Phallus ist also bei *Perameles* sekundär mit der ventralen Wand des Ectodäums in Zusammenhang getreten. Auf Figur 27*B* wird der Phallus (*ph*) schon weit mehr wie bei *A* von der eben erwähnten Falte der oralen Ectodäumwand beiderseits umfaßt. Die Falte an sich ist niedriger und breiter geworden. Ganz anders sieht das Bild etwas weiter cranial aus (Figur 27*C*). Der Phallus ist allmählich durch das Bindegewebe der Vorragung gegen die orale Ectodäumwand allseitig umgeben worden und befindet sich jetzt gänzlich eingeschlossen in das Bindegewebe der oralen Ectodäumwandung. Ein Rest des Epithels, von der ursprünglich freien Oberfläche herrührend, ist auf Fig. 27*C* noch bei *a* zu sehen. Im Phallus selbst erblickt man zwei dicht nebeneinander lagernde Epithelknöpfe. Sie sind als Produkte der Phallusleiste aufzufassen, höchstwahrscheinlich dem gabelförmig geteilten Ende dieser Leiste entsprechend. Man muß hierbei annehmen, daß der Zusammenhang mit der Oberfläche verloren gegangen ist. Auch die Lagebeziehung zum Corpus cavernosum weist daraufhin, daß wir in diesen zwei Epithelknöpfen Produkte der Phallusleiste vor uns haben.

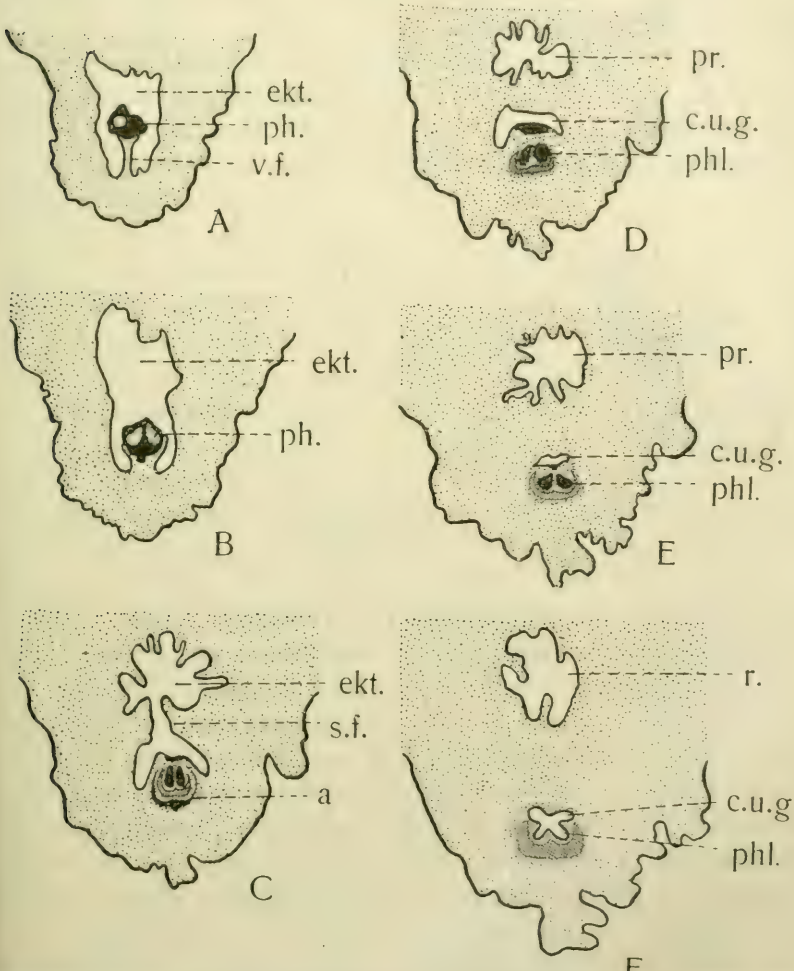
Fig. 26.



Schematischer Medianschnitt durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Perameles*. ♂ 50 mm. *c.c.* Corp. cavern.; *phl.* Phallusleiste; *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *r.* Rectum; *c.d.* Cowpersche Drüse.

Auf demselben Schnitte beansprucht noch eine zweite Erscheinung die Aufmerksamkeit. Aus der Fig. 27 *C* ist zu ersehen, wie das Ectodäum im Begriff ist, durch zwei große Falten, welche der seit-

Fig. 27.

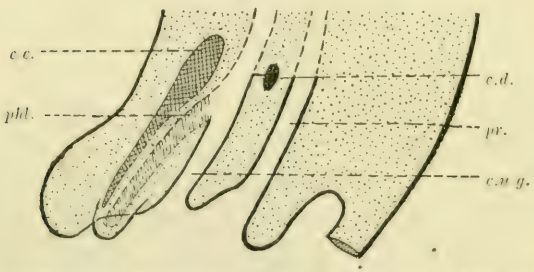


Querschnitte durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Perameles spec.* 11 cm. *ph.* Phallusspitze; *s.f.* Falte der seitlichen Ectodäumwand; die übrigen wie Fig. 25.

lichen Wand aufsitzen (Fig. 27 *C s.f.*), in zwei Hälften zerlegt zu werden. Sobald die Falten median vereinigt sind (Fig. 27 *D*) ist auch das Lumen des Ectodäums in zwei Teile zerlegt, in das Proctodäum (*pr*) und die Harnröhre (*c.u.g.*). Oral von letzterer sind die oben erwähnten Epithelknöpfe im Bindegewebe der Ectodäumwand wieder zu finden.

Durch viele Schnitte bleibt der angetroffene Zustand bestehen; nur wird der Abstand zwischen Proctodäum und Harnröhre allmählich größer (Fig. 27 *E*). Endlich kommt, nachdem die Epithelknöpfe ein kleines Lumen bekommen haben, eine Verbindung zwischen Harnröhre und Epithelknöpfen zustande (Fig. 27 *F*). Hierdurch entsteht ein Urogenital-Kanal von typischer, viereckiger Form (*c.u.g* + *phl*). Die Teile dieses Kanales sind an der Form sowie am Epithel zu erkennen und sind cranialwärts bis zur Einmündungshöhe der Cowperschen Drüsen verfolgbar. Diese münden daselbst in dem vom Ectodäum abgeschnürten Teile des Urogenital-Kanales aus. Die schematische Fig. 28 soll den Zustand im Medianschnitte wiedergeben. Das Produkt von dem Ectodäum ist als Harnröhre aufzufassen. Ventral von ihr liegt im Bindegewebe das Produkt der Phallusleiste (die Epithelknöpfe). Cranial hiervon folgt ein Teil des Urogenital-Kanales von gemischter Natur. Endlich, oberhalb der Cowperschen Drüsen, wird er ganz entodermaler Natur.

Fig. 28.



Schematischer Medianschnitt durch die Geschlechtsorgane von *Perameles spec.* ♂ 11 cm. *c.c.* Corpus cavern.; *phl.* Phallusleiste; *c.u.g.* Urogenital-Kanal (Harnröhre); *pr.* Proctodäum; *c.d.* Cowpersche Drüse.

Noch eigenartiger waren die Bilder bei einem *Peramcles* spec. von 25 cm. Die ersten Schnitte durch den Colliculus urogenitalis zeigen uns den unregelmässig viereckigen Querschnitt des Ectodäums, mit einer hohen medianen Längsfalte auf der oralen Wandung. Nach mehreren Schnitten dringt ein epitheliales Septum, dessen Ende etwas angeschwollen ist, in diese Vorragung ein und teilt sie in zwei Hälften (Fig. 29 *B*). Durch Auseinanderweichen beider Lamellen dieses Septums wandelt es sich in eine Furche um (Fig. 29 *C*.) Vom Ende dieser dringt das Epithel noch eine Strecke in das Bindegewebe ein und endigt mit einer starken Anschwellung, welche, wie die weiteren Schnitte lehren, die Penisspitze darstellt. In den folgenden Schnitten ändert sich das Bild ziemlich stark. Während die mediane Rinne tiefer wird, erblickt man im Bindegewebe der oralen Ectodäumwandung zwei Epithelknöpfe (Fig. 29 *D phl*), deren jeder von einer ringförmigen epithelialen Doppellamelle umgeben ist. Die beiderseitigen circulären Lamellen sind median verschmolzen. Innerhalb

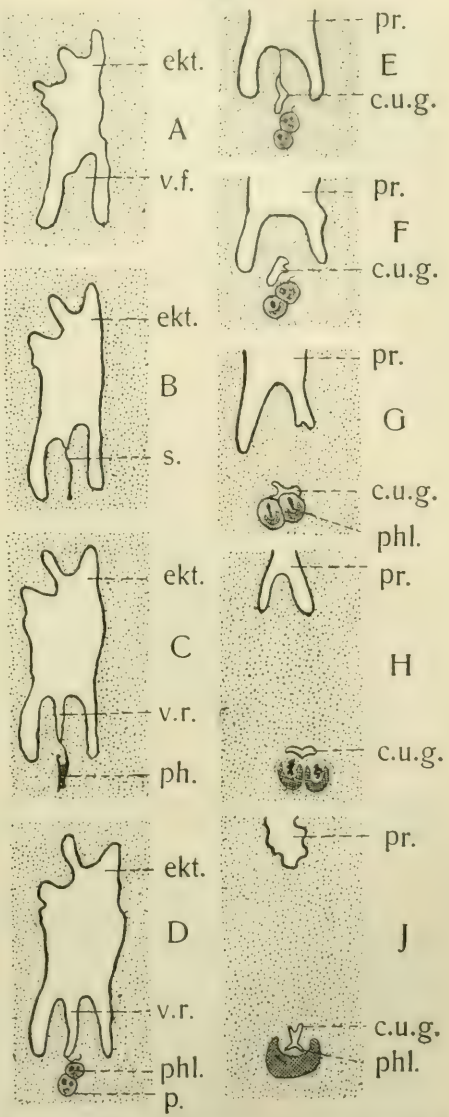
einer jeden dieser Epithellamellen liegt auch der Querschnitt von einem Corpus cavernosum.

Der Befund ist, wie ich meine, so zu deuten, daß die Epithelknöpfe die Produkte der Phallusleiste sind, wofür auch ihre Lagerung zum Corpus cavernosum spricht. Die circulären Doppellamellen müssen, wie weitere Schnitte und die Vergleichung mit andern Formen lehren, als Glandarlamellen aufgefaßt werden. Sie sind noch weit cranialwärts zu verfolgen.

Durch eine Brücke ist das Epithel dieser Lamellen mit dem Oberflächenepithel des Ectodäums verbunden.

Durch mediane Vereinigung der beiden, die mediane Rinne umfassenden Ränder schnürt sich eine Harnröhre vom Ectodäum ab (Fig. 29 *E*). Dann liegt die Harnröhre im Bindegewebe des medianen Wulstes, nähert sich aber nach und nach den beiden Epithelknöpfen. In Fig. 29 *G* liegt sie der äußeren Oberfläche der Präputiallamellen unmittelbar an. Cranial von den Enden der Glandarlamellen ist ein Zustand aufgetreten (Fig. 29 *H*), wie wir ihn schon beim Objekte von 11 cm kennen lernten. Auch hier treten eine Harnröhre und oral von ihr zwei Epithelknöpfe auf, welche sich noch etwas höher zu einem Kanale von viereckiger Form vereinigen, wie Fig. 29 *J* uns lehrt,

Fig. 29.

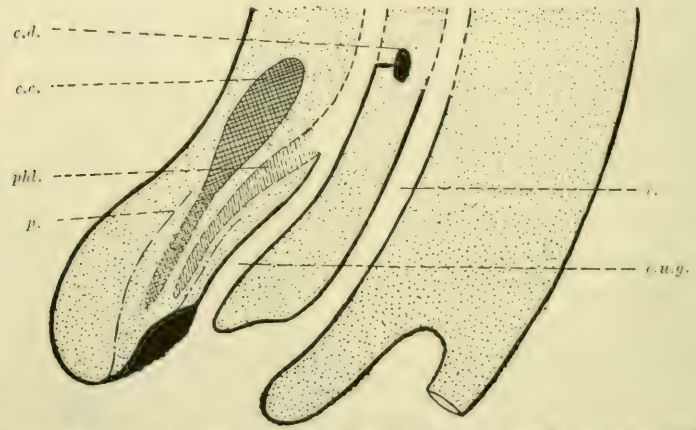


Querschnitte durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Peramcles spec.* ♂ 25 cm. *s.* Epithelseptum in der ventralen Falte *v.f.*; *v.r.* Urogenital-Rinne; *p.* Glandarlamelle; die übrigen wie Fig. 25.

und wie ich es ausführlich vom vorigen Beuteljungen beschrieben habe.

In Fig. 30 ist wiederum ein schematischer Medianschnitt dargestellt. Der caudale Teil, die Harnröhre, ist das Produkt vom Ectodäum. Oral von ihm liegt das Produkt der Phallusleiste (Epithelknöpfe) und ist von einer doppelten Präputiallamelle im Bindegewebe der oralen Ectodäumwandung umgeben. Weiter oben ist der Urogenital-Kanal, gemischter Natur, durch Zusammenfluß vom ectodäalen Teil mit den von der Phallusleiste herrührenden Knöpfen entstanden. Er erstreckt sich bis zu den Cowperschen Drüsen, wo er in den entodermalen Sinus urogenitalis übergeht.

Fig. 30.



Schematischer Medianschnitt durch die äußeren Geschlechtsorgane von *Perameles spec.* ♂ 25 cm. *p.* Glandarlamelle; *c.c.* Corpus cavern.; *phl.* Phallusleiste; *c.u.g.* Harnröhre; *r.* Rectum; *c.d.* Cowpersche Drüse.

Überblickt man den Entwicklungsgang des Urogenital-Kanales bei *Perameles*, so kommt man zu dem Schlusse, daß an ihm, caudal von den Cowperschen Drüsen zwei Abschnitte zu unterscheiden sind. Im oberen Abschnitte ist der Kanal gemischter Natur und zusammengesetzt aus dem Produkte der entodermalen Phallusleiste und dem (ectodermalen) vom Ectodäum abgeschnürten Teile. Im unteren Abschnitte sind Harnröhre und Samenröhre getrennt; erstere stellt einen vom Ectodäum abgeschnürten und vom Penis unabhängig verlaufenden Schlauch dar, letztere liegt im Bindegewebe der oralen Ectodäumwandung eingeschlossen. Warum ich die beiden Teile als Harnröhre und Samenröhre aufführe, geht aus folgendem hervor. Bei *Echidna* bestehen nach Keibel caudal von der Einmündungs-

stelle der Cowperschen Drüsen zwei Kanäle, eine Samenröhre, welche den Penis durchsetzt, und eine Harnröhre, welche vom Urogenital- Kanale in schräg caudaler Richtung unabhängig vom Penis zum Ectodäum hin verläuft. Diese beiden Kanäle haben eine ganz verschiedene Genese. Die Samenröhre differenziert sich aus der Phallusleiste. Den Figuren der Keibelschen Arbeit nach glaube ich, daß der obere Randteil dieser Leiste hauptsächlich das Material dafür liefert. Lange Zeit bleibt die Samenröhre undurchbohrt und ist ein solider, den Penis durchsetzender Epithelstrang; später bekommt sie ein Lumen.

Die Harnröhre entsteht dadurch, daß das Ectodäum (ectodermale Cloake in Keibels Beschreibung) sich durch zwei Falten der seitlichen Wandungen in zwei Hälften zerlegt, anal in das Proctodäum oder das ectodermale Ansatzrohr am Rectum, und oral in die Harnröhre, welche vom Urogenital-Kanal in schräg caudaler Richtung zum Ectodäum verläuft.

Vergleicht man die Genese des Urogenital-Kanales bei *Perameles* mit der von *Echidna*, so springt die große Übereinstimmung sofort ins Auge. Bei *Perameles* verbinden sich im obersten Teile beide Kanäle zu einem Gange; weiter caudal bestehen zwei gesonderte Gänge, die (doppelte) Samenröhre im Penis und die Harnröhre, welche schräg caudal zum Ectodäum verläuft. Ich habe hierbei angenommen, daß die zwei Epithelknöpfe als Samenröhre aufzufassen sind. Daß sie wirklich als solche funktionieren, ist nicht sicher zu beweisen. Es scheint mir jedoch äußerst wahrscheinlich, und zwar aus folgenden Gründen. Das älteste von mir untersuchte Tier hatte eine Länge von 25 cm; das erwachsene ist 40 bis 50 cm lang. Mein Exemplar war also noch nicht erwachsen. Es ist unwahrscheinlich, daß der ganze Phallus lebenslänglich im Bindegewebe der Ectodäumwandung eingeschlossen bleibt; es würde *Perameles* dann ein Säuger ohne eigentliches Copulationsorgan sein. Vielmehr stelle ich mir vor, daß, etwa während der Brunstzeit, eine Lösung der Epithelien in den Glandarlamellen, sowie in der Epithelmasse zustande kommt, welche die Penisspitze mit der Furche in der Ectodäumwand verbindet. Ist dies geschehen, dann kann der Penis ohne weiteres ausgestülpt werden, wozu er die nötige Länge besitzt (er ist wie bei andern Beutlerformen cranial von den Cowperschen Drüsen doppelt umgebogen). Die Anwesenheit eines M. retractor penis bestärkt mich in dieser Annahme. Die beiden Epithelknöpfe müssen sich dabei in Kanäle umwandeln und so oben eine

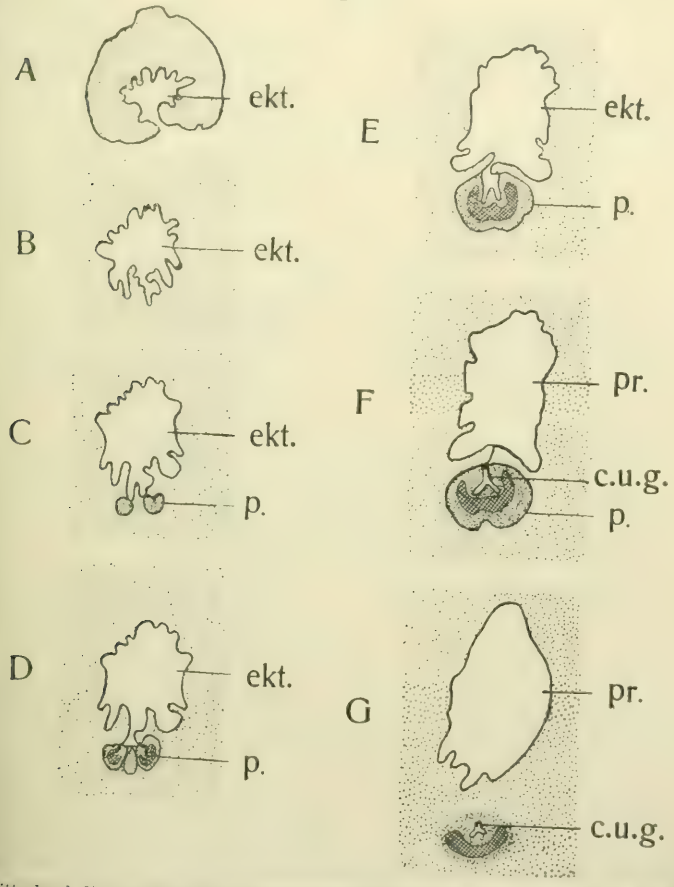
einfache, unten eine doppelte Samenröhre bilden. Auch dies ist sehr wahrscheinlich. Sehen wir doch auch bei *Echidna*, daß die Samenröhre sich viel später aushöhlt als die Harnröhre. Endlich kann ich noch hinweisen auf eine, anscheinend wenig beachtete Beschreibung vom Geschlechtsapparate von *Perameles* bei Owen (l. c. III., S. 647). »In the *Peramelis lagotis* not only is the glans bifurcate, but each division is perforated and the urethral canal is divided by a vertical septum for about half an inch before it reaches the forked glans; from the septum to the bladder the canal is simple, as in other Marsupials.« Beim Weibchen verhält sich die Clitoris vollkommen wie beim Männchen der Penis. Beim weiblichen *Perameles* liegt, wie die Beschreibungen und Figuren von Hill zeigen, die Clitoris samt Glandarlamellen ebenfalls vollständig in Bindegewebe eingeschlossen. Die erwähnten Epithelknöpfe besitzen sogar an manchen Stellen ein kleines Lumen.

Stellen wir zum Schlusse nochmals fest, daß *Perameles* in der Genese des Urogenital-Tractus Übereinstimmung mit *Echidna* zeigt. Welche Bedeutung diese Beobachtung für die vergleichende Ontogenie und Homologisierung des Urogenital-Kanales bei andern Beutlerformen und placentalen Säugern besitzt, wird weiter unten auseinandergesetzt.

Einen ähnlichen und mit *Perameles* verwandten Zustand zeigt *Sminthopsis crassicaudatus*, ein Vertreter der Dasyuridae. Ich konnte ein erwachsenes männliches und ein erwachsenes weibliches Tier untersuchen. Fig. 31 gibt eine Anzahl Schnitte auf verschiedenen Höhen durch den männlichen Geschlechtsapparat wieder. Die ersten zwei Figuren zeigen uns nur Durchschnitte durch das Lumen des Ectodäums. An der dritten Figur (Fig. 31 *C*) treten im Bindegewebe der oralen Ectodäumwand die getrennten Penisspitzen auf, deren jede von einer Glandarlamelle umgeben ist. Nach einigen Schnitten vereinigen sich die beiden Penishälften zu einem Organe. Die Glandarlamelle wird dabei eine einfache, das ganze Organ umfassend. Aus dieser Gegend ist auf Fig. 21 ein Schnitt bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. In den, von der Glandarlamelle umgebenen Penis dringen von der rectalen (dem Ectodäum zugekehrten) Oberfläche zwei einander fast parallele Epithelleisten, die hier doppelte Phallusleiste, ein (*phl*). Eine jede dieser Leisten wird an ihrem Ende von einer etwa hufeisenförmigen Masse des Corpus cavernosum penis umgeben. Weiter tritt im Bindegewebe eine große Zahl weiter Blutgefäße hervor (Corp. cavern. urethrae).

Man sieht, wie das Lumen des Ectodäums sich eben anschickt, sich in zwei Hälften zu teilen, das bei weitem größte Proctodäum (*pr*) und ein kleineres, der Penisoberfläche anliegendes Lumen, das wohl ohne Bedenken als der oben besprochenen Harnröhre von *Perameles* homolog aufzufassen ist.

Fig. 31.



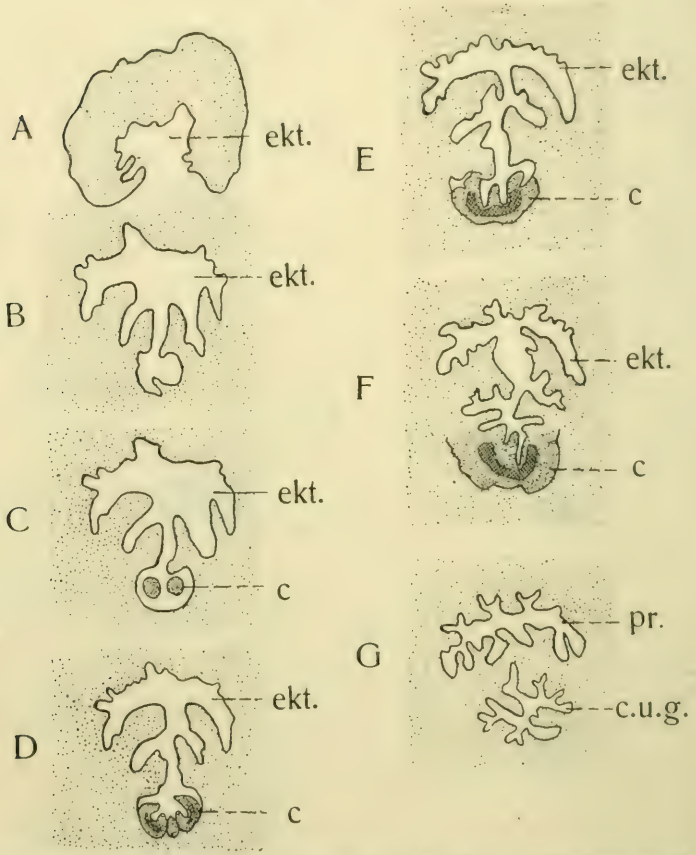
Querschnitte durch die männlichen Geschlechtsorgane von *Smithopsis crassicaudatus*. *ekt.* Ectodäum; *p.* Glandarlamelle; *pr.* Proctodäum; *c.u.g.* Urogenital-Kanal.

Verfolgt man die Schnitte weiter cranial, dann sieht man, wie Harnröhre und Proctodäum voneinander getrennt werden (Fig. 31 *F*) und wie die Harnröhre sich mit der Samenröhre (entstanden durch Auseinanderweichen der Epithelien von den Phallusleisten) zu einem Urogenital-Kanale doppelten Charakters vereinigt (Fig. 31 *F*). An der gegabelten Form bleibt die Zusammensetzung und damit die doppelte Genese des Urogenital-Kanales bis zur Höhe der Einmündung der

Cowperschen Drüsen verfolgbar. Die Glandarlamelle, in Fig. 31 *F* noch anwesend, schwindet weiter oben, wodurch der Zustand der Fig. 31 *G* erlangt wird.

Ein Fortschritt *Perameles* gegenüber besteht insofern, als beide

Fig. 32.



Querschnitte durch die weiblichen Geschlechtsorgane von *Sminthopsis crassicaudata*. *ekt.* Ectodäu
c. Clitoris; *pr.* Proctodäum; *c.u.g.* Urogenital-Kanal.

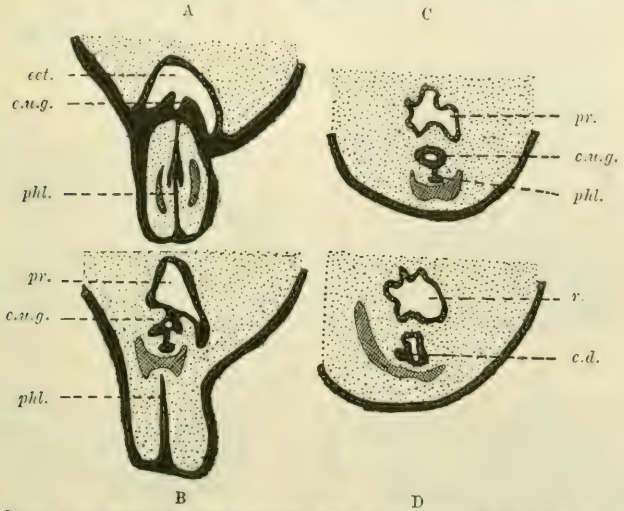
Teile des Urogenital-Tractus, Harnröhre und Samenröhre, sich li
Sminthopsis über einen weit größeren Abstand miteinander zu ein
einfachen Tractus verbunden haben. Zum Vergleiche gebe ich a
Fig. 32 eine Serie von Querschnitten durch die weiblichen Geschlech-
organe von *Sminthopsis* wieder, welche den Schnitten von Fig. 1
entsprechend gewählt sind. So sieht man auf Fig. 32 *C*, wie d
peripheren Clitorisenden frei ins Lumen des Ectodäums herv-

ragen. Auf Fig. 32*D* ist die Verbindung mit der oralen Ectodäumwandung zustande gekommen. Auf Fig. 32*D* und *E* haben die Phallusleisten auch ein Lumen, lange vor der Trennung des Ectodäums in Proctodäum und Urogenital-Tractus. Diese Trennung kommt erst oberhalb des Gebietes der Clitoris zustande, wie Fig. 32*F* und *G* lehren.

An dritter Stelle bespreche ich Genese und Zusammensetzung des Urogenital-Kanales (Caudalhälfte) bei *Didelphys*.

Beim jüngsten von mir untersuchten *Didelphys*-Beuteljungen 125 mm) begegnet man Bildern, welche denjenigen von kleinsten

Fig. 33.



Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Didelphys cancrivora*. ♂ 25 mm. *phl.* Phallusleiste; *ect.* Ectodäum; *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *pr.* Proctodäum; *r.* Rectum; *c.d.* Cowpersche Drüse.

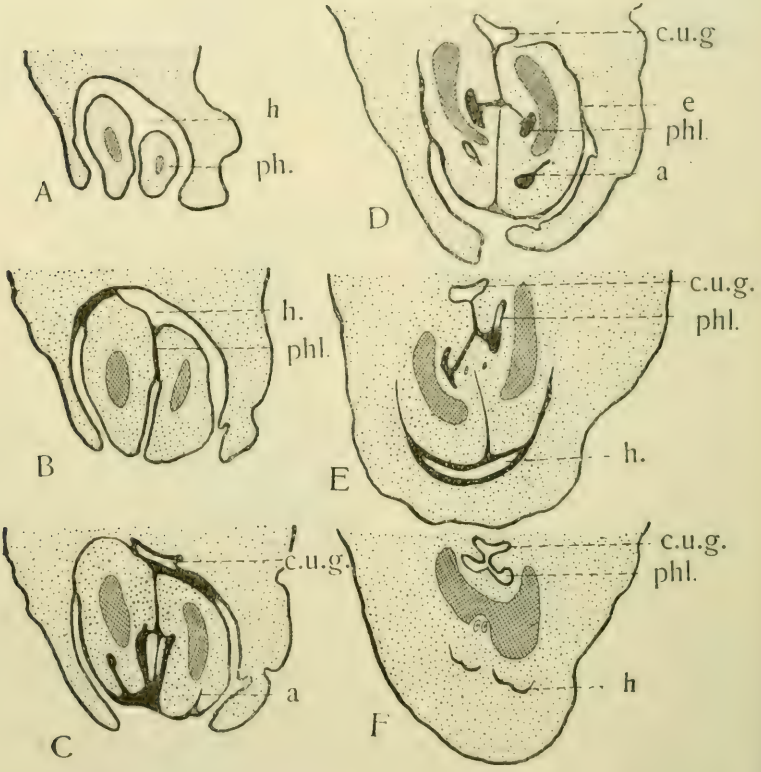
Perameles sehr ähnlich sind. Im frei hervorragenden Phallus durchsetzt die Phallusleiste dessen ganze Dicke, zerlegt ihn damit in zwei symmetrische Hälften, deren jede durch den Besitz eines Corpus cavernosum gekennzeichnet ist. Der Mitte dieser Phallusleiste sitzt jederseits eine knopfförmige Verdickung auf (Fig. 33*A*). Beim Übergang des Phallus in die orale Afterlippe ist schon auf der rectalen Phallusoberfläche die schlitzförmige Öffnung des Urogenital-Kanales bemerkbar.

In Fig. 33*B* kommt die Trennung des Ectodäums in Proctodäum und Urogenital-Kanal (Harnröhre + Phallusleiste) in derselben Weise zustande, wie ich es von *Perameles* beschrieb. Daß in dieser Figur noch ein zweiter Teil der Phallusleiste (*phl*) sichtbar ist, ist

eine Folge der Schnittführung durch den sehr kurzen und krummen Phallus.

Der Urogenital-Kanal setzt sich, wie Fig. 33*B* und *C* zeigen, aus der, vom Ectodäum abgeschnürten Harnröhre und der, dieser oral aufsitzenden Phallusleiste zusammen. Bis zur Einmündungsstelle

Fig. 34.



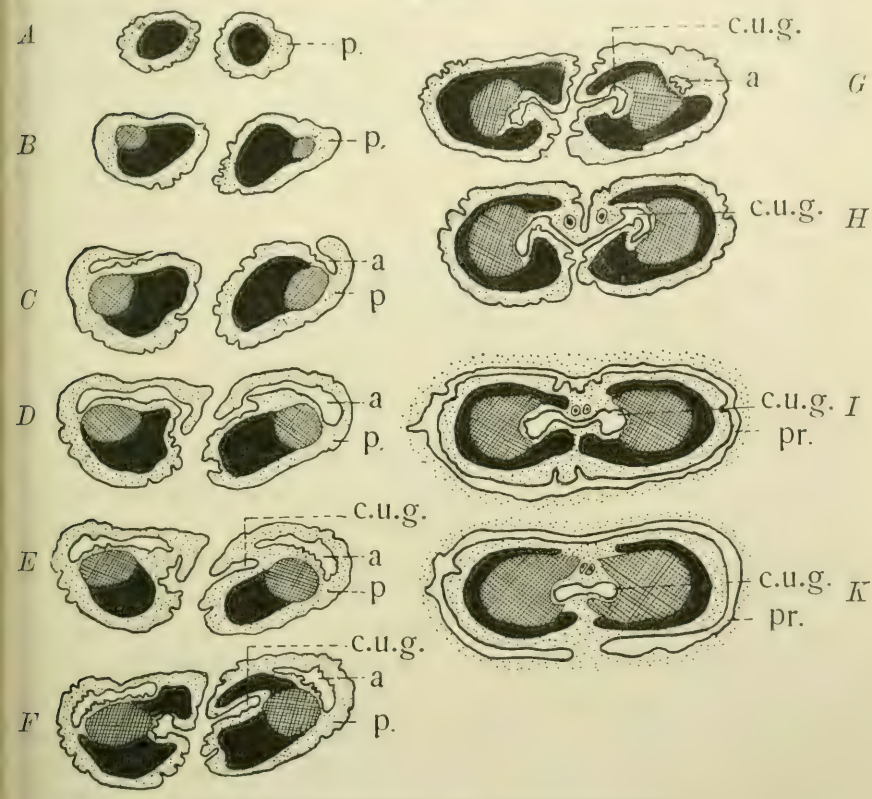
Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Didelphys aurita*. ♂ 15 cm.
h. Penistasche; *a* Sinus auf der oralen Penisoberfläche; *phl.* Phallusleiste; *e* Epithel der Penistasche; *c.u.g.* Urogenital-Kanal (Harnröhre).

der Cowperschen Drüsen ist er in derselben Zusammensetzung ver folgbar; dann bekommt die Phallusleiste ein Lumen, und der Tractus geht in den entodermalen Teil über.

Die Durchschnitte durch die Geschlechtsorgane von einem 15 cm großen Beuteljungen von *Didelphys aurita* liefern ein andres Bild insofern als der Penis fast gänzlich in seine Penistasche aufgenommen ist.

Die ersten Schnitte (Fig. 34 *A*) zeigen uns die schon gänzlich getrennten Enden des Penis, umgeben von den zwei vorwachsenden Falten des Präputiums. Auf Fig. 34 *B* sind die zwei Penishälften teilweise, auf Fig. 34 *C* gänzlich miteinander verbunden. Auf letzterer Figur durchsetzt die Phallusleiste die ganze Penisdicke; ihre Mitte ist durch eine seitliche Anschwellung ausgezeichnet. An der Stelle,

Fig. 35.



Querschnitte durch den Penis von *Didelphys marsupialis*.
p. Penis; *a* Sinus auf der oralen Oberfläche; *c.u.g.* Urogenitalrinne (bzw. Kanal); *pr.* Penistasche.

wo die Phallusleiste die orale Penisoberfläche erreicht, dringt jederseits eine kurze epitheliale Leiste schräg in den Penis hinein. In den folgenden Schnitten liegt diese Epitheleinsenkung, was ich ausdrücklich hervorheben möchte und was Fig. 34 *D* zeigt, an der Außenseite des Corpus cavernosum, also zwischen ihm und der Penisoberfläche. Der rectalen Penisoberfläche anliegend ist die Harnröhre als abgeschnürter Teil des Ectodäums sichtbar. Die Schnittreihe verfolgend, sieht man wiederum einen zusammengesetzten Tractus urogenitalis

auftreten, welcher aus der Harnröhre und, ihr oral aufsitzend, der Phallusleiste besteht. Das Ende der letzteren ist (Fig. 34*E*) gabelig geteilt: die Enden der beiden Schenkel sind stark angeschwollen und besitzen hier und dort ein Lumen (Fig. 34*E* rechts). Ich glaube, nicht fehlzugehen, wenn ich diese Knöpfe mit den seitlichen Anschwellungen der Phallusleiste vom jüngsten Beuteljungen gleichwertig erachte.

Cranialwärts wird die Phallusleiste nach und nach niedriger, bis schließlich der gemischte Urogenital-Kanal von typisch viereckiger Gestalt aufgetreten ist, wie Fig. 34*F* ihn uns vorführt, und wie er bis zu der Einmündung der Cowperschen Drüsen verfolgbar ist.

Querschnitte durch den Penis eines erwachsenen *Didelphys marsupialis* gibt Fig. 35*A* bis *K* wieder. Die ersten sieben Querschnitte treffen die getrennten Penisenden, in den letzten drei sind die Hälften median verbunden. Mehrere Schnitte von der Apex entfernt wird die orale Penisoberfläche von einer Art Duplicatur überragt, welche in eine tiefe seitlich gerichtete Nische führt (Fig. 35*D*, *a*). Einige Schnitte weiter sieht man eine Furche auf der medialen Oberfläche der Penishälfte und außerdem einen Raum zwischen Corpus cavernosum und Penisoberfläche (Fig. 35*E a*). Dieser Raum setzt sich eine Strecke weit an der lateralen Seite des Corpus cavernosum fort und endigt schließlich blind. Er ist wohl das Produkt der oben beschriebenen epithelialen Einsenkung in der Phallusoberfläche, bzw. der Abzweigung von der Phallusleiste, und stellt den schon äußerlich kenntlichen Blindsack vor, den ich bei der Besprechung der äußeren Form des Penis genannt und abgebildet habe (vgl. Fig. 13*b*). Die Furche auf der medialen Fläche einer jeden Penishälfte vertieft sich in cranialer Richtung ein wenig und besitzt an ihrem Ende eine kleine Erweiterung, welche der knopfförmigen Anschwellung seitlich an der Phallusleiste des Beuteljungen von 15 cm entspricht.

Im obersten Teile des freien Penis vereinigen sich median die beiden Penishälften, und die beiderseitigen Furchen schließen sich nebst einem dazwischen liegenden Teil zu dem Urogenital-Kanal. Obwohl an ihm die zusammensetzenden Teile nicht so deutlich mehr zu erkennen sind wie an den Beuteljungen, meine ich auch hier, dem Kanale eine doppelte Genese und daher eine gemischte Zusammensetzung, und zwar aus dem Produkte der Phallusleiste, sowie aus der Harnröhre zuschreiben zu müssen. Die Furchen auf der medialen

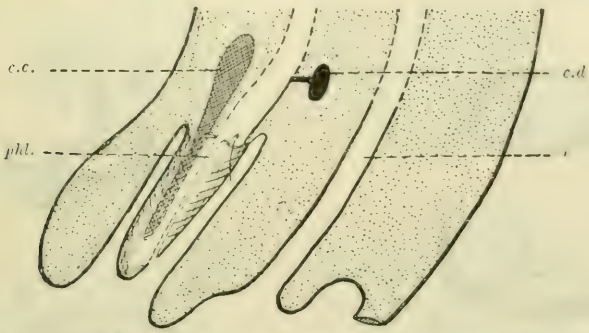
Penisoberfläche sind als Produkte der Phallusleiste, welche eine Lichtung bekommen haben, anzusehen.

Auf Fig. 36 habe ich einen Medianschnitt durch einen erwachsenen *Didelphys* schematisch dargestellt.

Sehr verschiedene Entwicklungsstadien konnte ich von *Halmaturus* untersuchen.

Das jüngste Beuteljunge hatte eine Länge von 17,5 mm. Die Querschnittserie lehrt Folgendes. Im frei hervorragenden Phallus reicht die Phallusleiste bis zur Spitze. Sie ist auf dem Querschnitte etwa kolbenförmig und gleicht hierin der bei *Echidna*. Sehr bald trifft man auf dem Querschnitt das sehr kurze Ectodäum, dessen oraler Wand die Phallusleiste aufsitzt. Zu beachten sind hier zwei

Fig. 36.

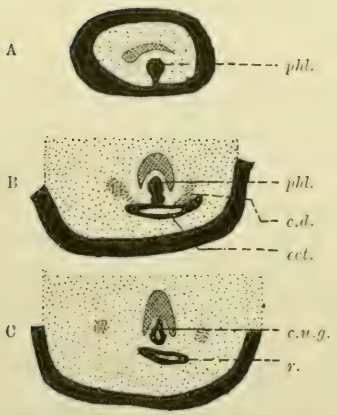


Schematischer Medianschnitt durch die Geschlechtsorgane von *Didelphys*. ♂ erwachsen. *c.c.* Corp. cavern. penis; *phl.* Phallusleiste; *c.d.* Cowpersche Drüse; *r* Rectum.

Mesodermverdichtungen seitlich von der Medianlinie und oral von der Ectodäumwand. Ich meine, hierin die ersten Anlagestellen der Cowperschen Drüsen erblicken zu müssen, obwohl eine Epitheleinsenkung noch nicht nachweisbar ist. Wenn diese Voraussetzung zutrifft, so besteht eine Übereinstimmung mit *Echidna*, für welchen Keibel (19) die Anlage der Cowperschen Drüse auf der oralen Ectodäumwandung angibt (l. c. Fig. 60*a*). Wenige Schnitte weiter werden die getrennten Lumina vom (entodermalen) Sinus urogenitalis und Rectum angetroffen. Bei einem Beuteljungen von 22 mm befindet sich die Cowpersche Drüse schon im Gebiete des Urogenital-Kanales. Im freien Phallus liegt die am Ende kolbenförmig angeschwollene Phallusleiste (Fig. 38*A phl.*). Während sie in cranialer Richtung allmählich niedriger wird, kommt an der Stelle der Einmündung des Urogenital-Kanales in das Ectodäum eine Höhenzunahme zustande,

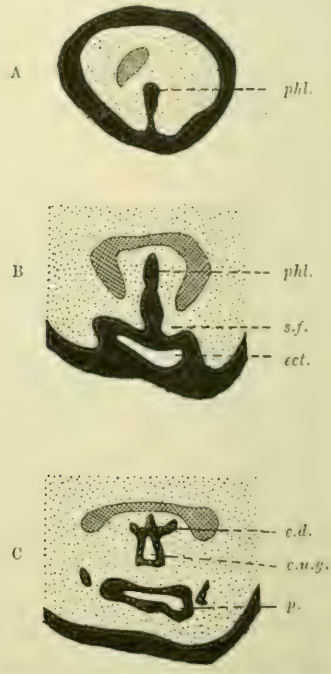
verursacht durch zwei Falten der Ectodäumwandung, welche medianwärts umbiegen und den Urogenital-Kanal (Harnröhre) vom Ectodäum abschnüren. Daß wir es hier mit zwei vordringenden Falten zu tun haben, geht aus der Lagerung der Bindegewebskerne in diesem Teile hervor. Durch die dichte Anordnung, sowie durch die Richtung unterscheiden sie sich von den direkt darüber sich befindenden Bindegewebskernen. Der gemischte Charakter des Urogenital-

Fig. 37.



Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus spec.* ♂ 17,5 mm. Bezeichnung wie Fig. 25.

Fig. 38.



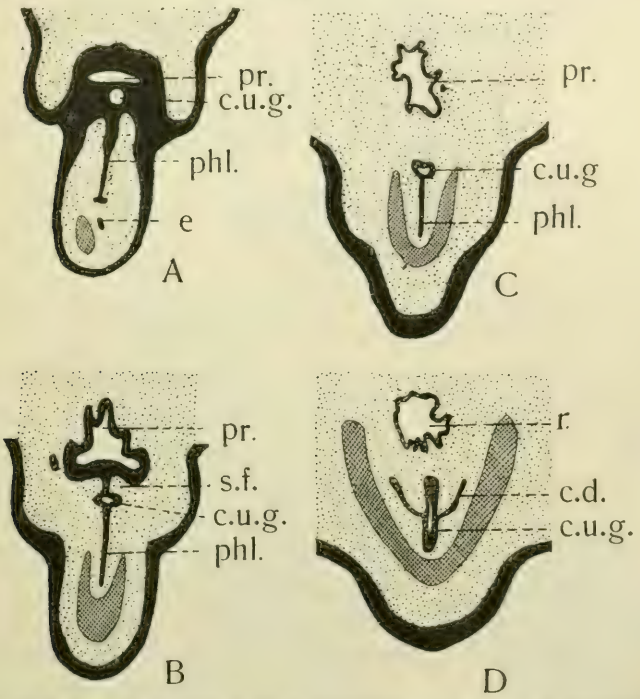
Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus spec.* ♂ 22 mm. Bezeichnung wie Fig. 25.

Kanales ist nicht so deutlich nachweisbar wie bei *Perameles*, obwohl er an der cranialwärts niedriger werdenden Falte, welche der oralen Wand aufsitzt, zu erkennen ist. In der Höhe der Einmündungen der Cowperschen Drüsen geht der Urogenital-Kanal in den entodermalen Abschnitt über.

Beim Beuteljungen von 32 mm tritt eine neue Erscheinung zutage. Die Phallusleiste ist im frei hervorragenden Phallus am Rande quer abgeflacht (Fig. 39*A*). Vom Rande schnürt sich unweit der Spitze ein Epithelstrang ab, der über eine Anzahl von Schnitten in den

bindegewebigen Kern oral von der Phallusleiste zu verfolgen ist (Fig. 39*A e.*). Auf Schicksal und Bedeutung dieses noch kurzen Stranges komme ich unten zurück. Im Gebiete des Überganges vom Phallus in die orale Ectodäumwandung (Fig. 39*B*) liegt die Öffnung des Urogenital-Kanales als kleiner Schlitz im Epithel der rectalen (ectodäalen) Phallusoberfläche. Nachher schließt sich diese Öffnung zu einem gänzlich im Epithel der rectalen Phallusoberfläche liegenden

Fig. 39.



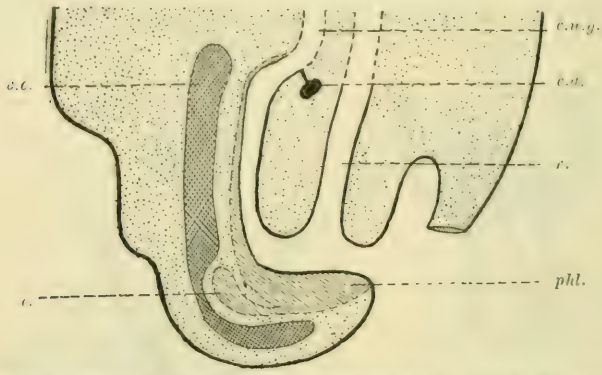
Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus spec.* ♂ 32 mm. Bezeichnung wie Fig. 25. *e* Epithelknopf, von der Phallusleiste abgeschnürt.

Kanale. Durch zwei von der seitlichen Ectodäumwandung vordringende Falten wird er dann vom übrigen Ectodäum abgetrennt. Jetzt setzt sich der Urogenital-Kanal aus zwei Teilen zusammen, aus der vom Ectodäum abgeschnürten Harnröhre und aus der ihr oral aufsitzenden Phallusleiste (= Samenröhre). Bis zur Einmündung der Cowperschen Drüsen, ist er in dieser Zusammensetzung zu verfolgen.

Bei der weiteren Entwicklung sind ein sehr starkes Längenwachstum des Urogenital-Kanales, sowie eine Verlängerung des

oral von der Phallusleiste lagernden Epithelstranges zu verzeichnen (Fig. 40). Ein Sagittalschnitt durch die Geschlechtsorgane eines 10,4 cm großen Beuteljungen zeigt den Hauptteil der Phallusleiste noch im Gebiete des Phallus, welcher frei über die äußere Öffnung

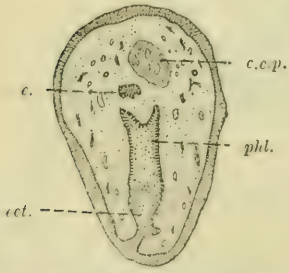
Fig. 40.



Medianschnitt durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus thetidis*. ♂ 10,4 cm. Bezeichnung wie Fig. 30. *c* Epithelstrang von der Phallusleiste.

des Urogenital-Kanales hervorragt und stark schwanzwärts umgebogen ist, ebenso wie der genannte Epithelstrang (*c*). Dieser hat an Länge erheblich zugenommen, liegt zwischen Phallusleiste und Corpus cavernosum und ist am Ende leicht angeschwollen, wodurch der Längsschnitt des Corpus cavernosum etwas ausgehöhlt erscheint. Der oralen Wand des Urogenital-Kanales aufsitzend ist, hauptsächlich im apicalen Teile, eine Firste bemerkbar, welche die Phallusleiste darstellt. Sie wird bald niedriger und in die Wand des Urogenital-Kanales anscheinend mit einbezogen. Eine Glandarlamelle ist beim Beuteljungen von 10,4 cm noch nicht aufgetreten.

Fig. 41.

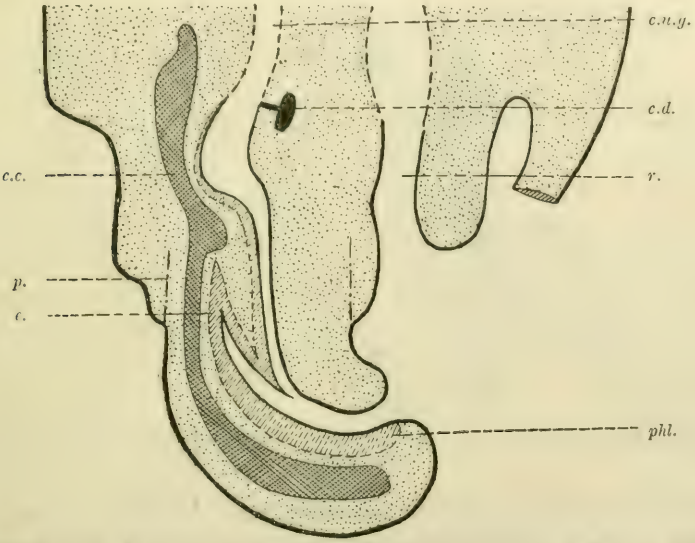


Querschnitt durch den Phallus von *Halmaturus thetidis*. 16,4 cm. Vergr. 16. *cct.* Ectoderm; *phl.* Phallusleiste; *c.c.p.* Corp. cavern. penis; *c.* Epithelstrang von der Phallusleiste.

Zu erwähnen ist eine Beobachtung, welche ich an der Phallusleiste auf einer Querschnittserie durch den Geschlechtsapparat eines 16,4 cm großen Beuteljungen derselben Species (*H. thetidis*) gemacht habe. Die Leiste zeigt in ihrem Baue ein Zusammensetzung aus zwei Teilen (Fig. 41). Der ectodermalen Oberfläche benachbart, ist sie aus den-

selben Zellen wie die Phallusoberfläche aufgebaut. Oral davon ist die Zellmasse viel heller. Zwischen beiden Teilen besteht eine kleine Einschnürung. Es macht den Eindruck, als finde eine Einwucherung des Ectoderms an der Stelle der Phallusleiste statt. In dieser Vermutung werde ich durch die Beobachtung der betreffenden Leiste bei stärkerer Vergrößerung bestärkt. Auf Fig. 11 auf Taf. V ist die Grenze der zwei Epithelarten bei 130facher Vergrößerung wiedergegeben. Nach oben sieht man das dunkler gefärbte Ectoderm; das Stratum germinativum ist nicht deutlich erkennbar. Nach innen von ihm liegen die größeren polygonalen

Fig. 42.



Medianschnitt durch die Geschlechtsorgane von *Halmaturus thetidis*. ♂ 20 cm. Bezeichnung wie Fig. 30.

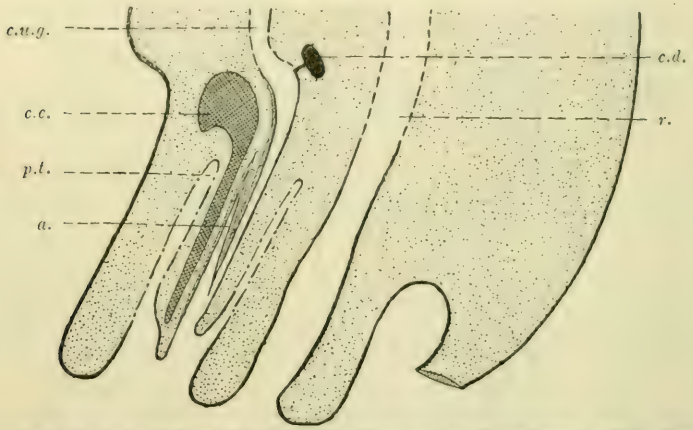
Zellen, deren Grenzen, speziell in der Mitte der Leiste, vollkommen scharf hervortreten. Nach dem entodermalen Teile der Phallusleiste hin platten sich die Zellen mehr und mehr ab. Schließlich geben einige Reihen sehr platter Zellen die scharfe Grenze an.

Der zweite, meines Erachtens entodermale, Teil besitzt ein schönes Stratum germinativum mit hohen cylindrischen Zellen, welche scharf gegen den ectodermalen Teil abstechen (Fig. 11, Taf. V). Nach innen liegen Zellen mit runden und blassen Kernen. Von Zellgrenzen ist nichts zu sehen (Fig. 11). Diese Erscheinung ist meines Erachtens so zu erklären, daß man der Meinung Fleischmanns nach in der Phallusleiste (und der späteren »Samenröhre«) ein Produkt

des entodermalen Urodäums zu erblicken hat; denn wäre die Phallusleiste ab origine ectodermaler Natur, wie manche Forscher meinen, dann wäre eine Zusammensetzung, wie ich sie oben schilderte, undenkbar.

Setzen wir jetzt die Beschreibung unserer Befunde an *Halmaturus* fort. Der freie Phallus wächst in der Entwicklungsperiode zwischen 10 und 20 cm langen Objekten stark in die Länge, so daß er, wie die Vergleichung der Fig. 40 mit 42 lehrt, beim älteren Tier weit stärker hervorragt wie beim jüngeren. Auch hier ist das Ende noch schwanzwärts umgebogen, liegt jedoch in ziemlich großer Entfernung von der äußeren Rectal(Proctodäum-)öffnung. Der Urogenital-Kanal

Fig. 43.



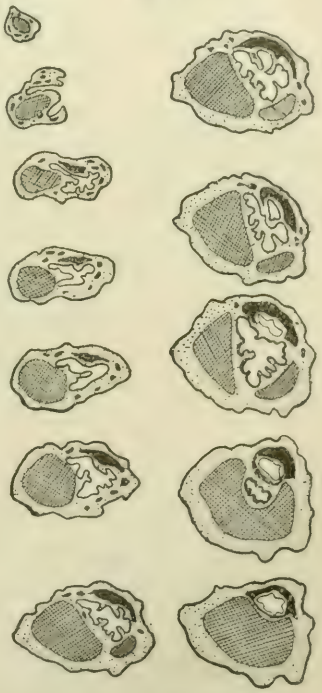
Schematischer Medianschnitt durch die ♂ Geschlechtsorgane von *Halmaturus*. Adult. Bezeichnung wie Figur 30.

ist noch schneller gewachsen als der ganze Phallus, so daß seine Öffnung sich der Phalluspitze genähert hat. Hierdurch kommt die Ursprungsstelle des von der Phallusleiste entstandenen Epithelstranges in das Gebiet des Urogenital-Kanales zu liegen. Der in die Länge gewachsene Strang hat sich kanalisiert, wahrscheinlich durch Auseinanderweichen oder Schwund von centralen Epithelzellen. Verfolgt man den Urogenital-Kanal jetzt von der äußeren Öffnung, so bemerkt man eine Spaltung in den eigentlichen Urogenital-Kanal und den oral davon gelagerten Blindschlauch (Fig. 42*a*), der hier noch ziemlich kurz ist. Der Urogenital-Kanal hat auffallenderweise an einer Stelle eine Knickung, und zwar da, wo sich der *M. retractor penis* anheftet. Der Kanal zeigt an dieser Höhe eine Erweiterung des Lumens. Diese Biegung vermißt man noch beim Beuteljungen von 10 cm.

Zwischen diesem und dem erwachsenen Zustande bestehen nur noch graduelle Unterschiede. Auch beim erwachsenen Tiere erreicht das Orificium externum des Urogenital-Kanales die Penisspitze nicht; es liegt seitlich davon (vergl. Fig. 43). Ein kleiner, spitz endigender Teil ragt wie ein Processus glandis über die äußere Öffnung hervor. Bei *Phalangista* ist es scharf gegen das Corpus penis begrenzt, bei *Macropus* geht es allmählich darin über.

Dringt man in den Urogenital-Kanal ein, dann bemerkt man, wie er sich in bestimmter Höhe in zwei Kanäle spaltet (Fig. 43). Die Teilungsstelle entspricht der kurz hinter dem Orificium externum gelagerten Bifurcation beim Beuteljungen von 20 cm. Sie liegt beim erwachsenen Tier etwas unter der Mitte der Pars libera penis. Es muß sich also das apicale Ende des Urogenital-Kanales während der späteren Entwicklung noch stark verlängert haben. Die beiden Kanäle liegen dicht voreinander, der größere dem Corpus cavernosum zugewendet, der kleinere mehr oberflächlich (Fig. 43). Nach und nach verändert sich das Verhältnis derartig, daß der dem Corpus cavernosum zugewendete Kanal immer kleiner wird und schließlich blind endigt; während der Urogenital-Kanal seinen Verlauf fortsetzt. Die Knickung im Verlaufe, in der Höhe des Ansatzes des M. retractor penis, hat sich inzwischen stärker ausgeprägt. Fig. 43 stellt schematisiert einen Medianschnitt durch die Geschlechtsorgane des erwachsenen *Halmaturus* dar. Die beschriebenen Verhältnisse sind erkennbar. Fig. 44 gibt Querschnitte durch den Penis eines jungen *Macropus*. Hier ist mehreres zu beobachten. An der Spitze des Penis dringen caudal vom Orificium externum von der Oberfläche zwei Furchen ein, welche offenbar dem gabelig geteilten Ende der Phallusleiste entsprechen. Nach Schließung des Urogenital-Kanales hat dieser gleichfalls ein gabelig geteiltes Lumen. Es teilt sich nach vielen

Fig. 44.



Querschnitte durch den Penis von *Macropus*.

Schnitten in zwei ungleiche Hälften, von denen die größere dem Corpus cavernosum zugewendet ist. In diesen zwei Teilstücken besteht eine Differenz in der epithelialen Bekleidung, indem diese im Blindschlauch viel höher ist als im eigentlichen Urogenital-Kanal. Bald verringert sich der Durchschnitt des Blindschlauches, bis er als solider Zellstrang endigt. Die Anwesenheit dieses Blindschlauches, eines Produktes der Phallusleiste, ist ein Beweis dafür, daß letztere an der Umgrenzung des Urogenital-Kanales Anteil nimmt. Diese Teilnahme an der Wandzusammensetzung tritt noch deutlicher zutage an der Epithelbekleidung, welche ich im apicalen Ende des Urogenital-Kanales beim erwachsenen *Phalangista lemurina* antraf. Hier waren zwei Epithelarten zu erkennen, welche scharf begrenzt waren. Fig. 12 auf Taf. V gibt die Übergangsstelle beider Epithelarten wieder. Einerseits trifft man ein Pflasterepithel mit mehreren verhornten Schichten (Ectoderm) an, daneben ein hohes mehrlagiges Epithel, dessen oberste Lagen nicht abgeplattet (Übergangsepithel) und nicht verhornt sind. Wahrscheinlich sind beide Teile von der Phallusleiste und vom Ectoderm aus entstanden. Der Blindschlauch führt wenigstens nur Epithel der letzgenannten Form.

In der folgenden Tabelle stelle ich von *Halmaturus thetidis* einige Zahlenangaben zusammen, welche die Wachstumsverhältnisse der verschiedenen Teile des Penis und des Urogenital-Kanales erkennen lassen.

	Halmaturus thetidis		
	10,4 cm	16,4 cm	19,4 cm
I. Länge des frei hervorragenden Penis	1260 μ	1560 μ	2000 μ
II. Abstand zwischen Öffnung des Urogenital-Kanales und des Proctodäums	in gleicher Höhe	540 μ	1120 μ
III. Länge des Urogenital-Kanales zwischen Orif. ext. und Einmündung der COWPERschen Drüsen	1200 μ	5000 μ	6000 μ
IV. Höhe der Glandarlamelle . . .	—	560 μ	$\pm$ 1700 μ
V. Abstand zwischen Anus und Einmündung der Rectaldrüsen . .	mündet auf dem Ectoderm	840 μ	1160 μ
VI. Abstand zwischen Rectaldrüsen und Übergang ins Entoderm	—	1600 μ	1660 μ
VII. Länge des ganzen Proctodäums .	150 μ	2440 μ	2820 μ

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß der Urogenital-Kanal schneller als der Penis wächst (zwischen 10,4 und 19,4 cm resp. 730 μ und 1120 μ), wodurch das Orificium externum mehr zur Penisspitze hin verlegt wird. Das starke Wachstum des ganzen Urogenital-Kanales ist aus der dritten Reihe zu ersehen. Die im Verlaufe auftretende Krümmung steht wohl auch teilweise mit dem schnelleren Wachstum im Zusammenhang.

Vom Proctodäum ist zu melden, daß die Verlängerung hauptsächlich den anal von der Einmündung der Rectaldrüsen liegenden Teil betrifft, daß der Abschnitt zwischen dieser Einmündung und dem Übergang ins Entoderm sich aber nur wenig vergrößert. Die Verlängerung kommt also in der Hauptsache dadurch zustande, daß Teile des Ectodäums in das Proctodäum übergeführt werden.

Fig. 45.

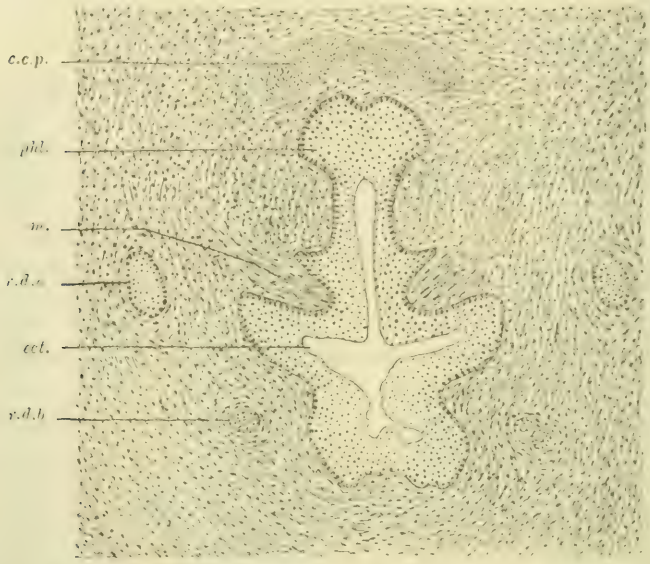
Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Hypsiprymnus*. ♂ 8 cm.

Sehr lehrreich endlich ist die Bildung des Urogenital-Kanales bei *Hypsiprymnus* (Fig. 45). Bei einem Beuteljungen von 8 cm wird der frei hervorragende Phallus durch die Phallusleiste teilweise durchsetzt (Fig. 45, *a—e*). In der Höhe des Ectodäumlumens (Fig. 45*c*) ist die Basis, welche die Phallusleiste mit dem Ectodäum verbindet, stark verbreitert. Mehrere Schnitte weiter wird das Epithel der oralen Ectodäumwandung in ziemlich großer Entfernung von der Phallusleiste ins Lumen vorgestülpt. Auf Fig. 46, welche diese Stelle bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt, sind die beiden Falten der oralen Ectodäumwand und die Phallusleiste, scharf gegeneinander begrenzt, wahrzunehmen.

Nach und nach biegen die beiden Falten medianwärts (Fig. 45, *f.g.*) um, bis sie sich median berühren, verschmelzen und so den Uro-

genital-Kanal vom Ectodäum abschnüren. Die breite epitheliale Basis, welche dieser Gang hierdurch erhält, findet in der lateralen

Fig. 46.



Querschnitt durch das Ectodäum von *Hypsiprymnus*. ♂ 8 cm. Vergr. 130. *r.d.a.* und *r.d.b.* Rectaldrüsen; *ect.* Ectodäum; *m.* Mesodermkerne in der Ectodäumsfalte; *phl.* Phallusleiste; *c.c.p.* Corp. cavern. penis.

Lagerung der ebenbeschriebenen Falten ihren Ursprung (Fig. 45*h*). Am Urogenital-Kanale bestehen somit auch hier zwei Teile, der

Fig. 47.

a *b* *c*

Querschnitte durch die Geschlechtsorgane von *Hypsiprymnus*. ♀ 18 cm.

von der Phallusleiste und der vom Ectodäum herrührende Teil. Die weitere Entwicklung verläuft wie bei den Macropodinae. Auch

bei Hypsiprymnodontinae kommt die teilweise Verdoppelung des Urogenital-Kanales durch die Kanalisierung eines von der Phallusleiste aus entstandenen Epithelstranges zustande.

Ich kann es nicht unterlassen, auch auf die sehr instruktiven Bilder beim weiblichen *Hypsiprymnus* hinzuweisen. Bei einem Beuteljungen von 18 cm hat das Ectodäum die ganze Clitoris umwachsen, so daß sie äußerlich nicht mehr sichtbar ist. Querschnitte lehren, daß sie in der oralen Hälfte des Ectodäumlumens liegt (Fig. 47*a*). Sie zeigt auf ihrer rectalen Oberfläche eine Furche, entstanden durch Schwund von Epithelzellen aus der Phallusleiste. Oral von der Furche läuft ein in Bindegewebe eingebetteter, kurzer blind endigender Kanal, ein Homologon des Blindschlauches im Penis. Das Ectodäum ist im Begriff, sich durch zwei seitliche Falten in zwei Hälften zu zerlegen (Fig. 47*b*). Verschmilzt dann endlich die Clitorisoberfläche mit der oralen Wand des Ectodäums (Fig. 47*c*), dann kommt ein Urogenital-Kanal zustande, welcher aus Phallusfurche und Teil des Ectodäums zusammengesetzt, also vollkommen dem männlichen Urogenital-Kanal homolog ist.

Über andre von mir untersuchte Formen habe ich bezüglich der Genese des Urogenital-Kanales nur kurz zu berichten. Was die Dasyuridae (außer *Sminthopsis*, siehe oben) anlangt, bin ich durch Vergleichung von wenigen jungen Entwicklungsstadien mit der Form des Urogenital-Kanales beim erwachsenen Tiere zur Überzeugung gelangt, daß auch hier an der Genese dieses Kanales zwei Komponenten teilnehmen, homolog den Teilen bei den andern Beutlern. Hiermit sehe ich mich gezwungen, eine früher geäußerte Meinung teilweise zu widerrufen. Bei der Darstellung einiger jüngerer Entwicklungsstadien männlicher Beutler (*Dasyurus*) schrieb ich: »die Phallusleiste weitet sich zum Urogenital-Kanale aus« (l. c. S. 326), als wäre diese Leiste die einzige Komponente bei der Umrandung des Urogenital-Kanales. Die Vergleichung mit älteren Stadien und andern Formen hat mich jetzt zu der Auffassung gebracht, daß bei der Bildung nicht nur die Phallusleiste, sondern auch das umgebende Ectoderm, bzw. ein Teil der Ectodäumwandung mit beiträgt.«

Von den Phascolomidae gilt dasselbe wie von den andern Formen. Im besonderen sind hier die sehr stark ausgesprochenen knopfförmigen Anschwellungen am Ende der Phallusleiste zu erwähnen, welche dem Urogenital-Kanale wiederum eine eigenartige viereckige Form verleihen (vergl. *Perameles*).

Überblicke ich die Resultate meiner Untersuchungen über die

Genese des Urogenital-Kanales der Beutler, so sind sie folgendermaßen zusammenzufassen: Der Urogenital-Kanal der Beutler ist als Samenharnröhre in dem Sinne zu deuten, daß er den Produkten der Samenröhre und der Harnröhre von *Echidna* homolog ist. Er ist teilweise entodermaler, teilweise ectodermaler Herkunft. Am primitivsten gestaltet sich *Perameles*, bei dem nur in der oberen Hälfte beide Kanäle sich zusammenfügen, in der caudalen Hälfte aber getrennt verlaufen. Dann folgen die Didelphiden, bei denen der eigentliche Urogenital-Kanal zwar ein einheitlicher Gang wird, die Samenröhre jedoch sich als Furche auf die getrennten Penisschenkel fortsetzt. Bei andern Beutlerformen sind beide Kanäle mehr oder weniger bis zur Penisspitze zu einem Kanale vereinigt.

Die Bedeutung dieser Ergebnisse für die Auffassung des Urogenital-Kanales der placentalen Säuger springt sofort ins Auge. Auch für sie hat man bezüglich der Homologisierungsversuche die Frage zu beantworten, was aus der Phallusleiste wird, und in welcher Weise sich der Urogenital-Kanal bildet. Eine Erklärung für die Homologie zwischen Samenröhre von *Echidna* und Harnsamenröhre der übrigen Säuger durch die einfache Annahme des Verschwindens der Harnröhre (Boas), oder durch Hinweis auf die Topographie beider Gebilde, welche durch cavernöses Gewebe, Corpus cavernosum urethrae, umgeben werden, ist ungenügend. Nur auf vergleichend ontogenetischer Basis ist die richtige Deutung zu erlangen.

Für den Menschen meine ich den Beweis erbracht zu haben, daß der Urogenital-Kanal bei ihm doppelter Herkunft, also als echte Samenharnröhre aufzufassen sei. Meines Erachtens gilt diese Satz auch in verschiedenem Maße für andre Säuger. Ich werde das später ausführlicher begründen.

Accessorische Geschlechtsdrüsen.

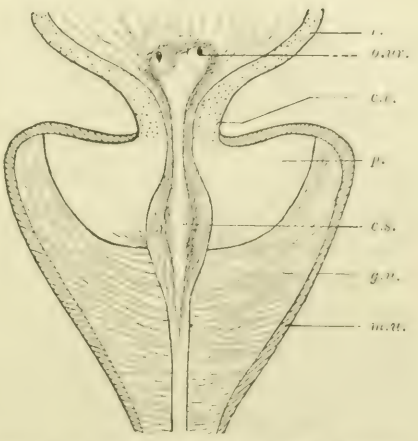
Zu ihnen rechne ich folgende Drüsenformationen:

1. Gl. prostata.
2. Gl. urethrales.
3. Gl. Cowperi.
4. Gl. praeputiales und Drüsen in der Wandung des Ectodäums.
5. Gl. rectales.

1. Gl. prostata. Diese Drüse traf ich nur bei einem *Macropus* an, den ich in ganz frischem Zustande untersuchen konnte. Zwar bot bei einigen konservierten Macropodinae (*Halmaturus*, *Onychogale*) das obere

Ende des Urogenital-Kanales dasselbe Bild dar wie bei *Macropus*, doch konnte mikroskopisch die Anwesenheit verschiedener Drüsenschläuche einwandsfrei nicht mehr festgestellt werden. Das craniale Ende des stark verdickten Urogenital-Kanales von *Macropus* läßt auf dem Längsdurchschnitt zwei deutlich und scharf begrenzte Partien unterscheiden. Die Umgebung des Colliculus seminalis wird durch eine umgekehrt kegelförmige Gewebsmasse gebildet, die durch ihre glänzende und glatte Oberfläche sich scharf abhebt vom streifigen Aussehen des Gebietes der Urethraldrüsen. Die Basis der kegelförmigen Drüsenmasse, die als Gl. prostata anzusprechen ist, erreicht die Muskelwandung des Urogenital-Kanales; die Spitze liegt am unteren Ende des Samenhügels. Die Prostata besitzt keine eigene Muskelkapsel. Makroskopisch ist auf der Grenze zwischen ihr und den Gl. urethrales ein starkes circuläres Blutgefäß erkennbar.

Fig. 48.



Oberer Teil des Urogenital-Kanales von *Macropus*. *r.* Muskelwand der Blase; *o.ur.* Ostium des Ureters; *c.v.* Collum vesicae; *p.* Prostata; *c.s.* Coll. seminalis; *g.u.* Glandulae urethrales; *m.u.* Musc. urethralis.

Auch mikroskopisch tritt der Unterschied der aneinandergrenzenden Drüsen deutlich zutage. Während die großen, auf Durchschnitten unregelmäßigen Lumina der Urethraldrüsen fast unmittelbar aneinandergrenzen, liegen die Lumina der Prostata-Drüsenschläuche etwas weiter voneinander entfernt und sind kleiner als die Urethraldrüsen.

Die Prostata besteht aus einer großen Zahl zusammengesetzt tubulöser Drüsen, welche in der Umgebung der Ductus ejaculatorii ausmünden. Die Auskleidung der Drüsenschläuche besteht in einem einschichtigen, 16 μ hohen Cylinderepithel (Fig. 13*a* auf Taf. VI). Flachschnitte zeigen zwischen den etwa sechseckigen Zellen ein schönes Schlußleistensystem. Der inneren Oberfläche benachbart ist in den Zellen ein äußerst fein granulierter Saum zu sehen; der übrige Zellinhalt ist klar. Das Drüsenlumen ist meistens von kleinen runden Körnern (Schleim) erfüllt, öfters trifft man Kernreste an. In den Ausführungsgängen ist das Epithel geschichtet.

2. Die Lumina der Urethraldrüsen, welche die der Prostata an Größe weit übertreffen, sind mit einem niedrigen, 6μ hohen kubischen Epithel ausgekleidet (Fig. 13*b* auf Taf. VI). Den Beschreibungen Oudemans über den Bau dieser Drüsen habe ich nichts Wesentliches zuzufügen. Die Drüsen treten während der Entwicklung erst ziemlich spät auf, zuerst im cranialen Teile des Urogenital-Kanales. Sie sprossen radiär hervor und verzweigen sich mehrfach. In caudaler Richtung nehmen die Drüsen ziemlich schnell an Mächtigkeit und Ausdehnung ab; sie fehlen im meist caudal gelegenen Abschnitte des Urogenital-Kanales.

3. Gl. Cowperi. Auch bezüglich dieser Drüsen habe ich den Beschreibungen von Oudemans wenig zuzusetzen. Im funktionierenden Zustande sind die stark ausgedehnten Alveoli mit einem niedrigen kubischen Epithel ausgekleidet. Die Epithelhöhe betrug bei *Macropus* nur 3μ. Ich habe keine Unterschiede im Verhalten des Epithels der verschiedenen Drüsenkörper bei einem und demselben Tiere gefunden. Oudemans fand das Epithel der Cowperschen Drüsen bei *Perameles* etwas höher als bei den andern Formen.

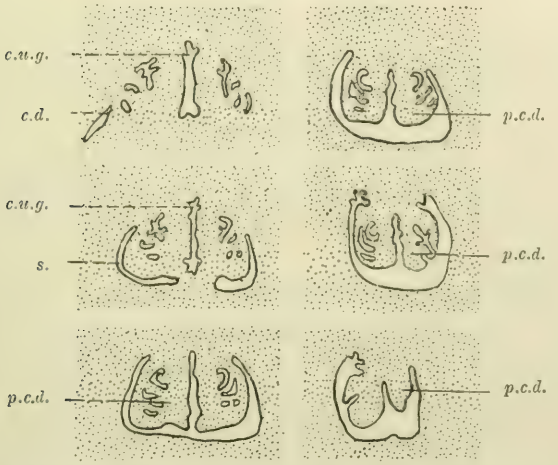
Die Beutler besitzen 3 Paar Cowpersche Drüsen. Disselhorst und Cunningham beschreiben für *Phalangista* ein Paar. Ich fand bei dieser Species, wie bei allen andern Phalangeridae 3 Paar. Das von Tyson bei *Didelphys* als viertes angegebene Paar der Cowperschen Drüsen ist wohl, wie Oudemans hervorhebt, als Teil der Crura der Corp. cavernosa zu betrachten. Die drei Paar Cowperschen Drüsen sind nicht gleich groß. Meistens (Macropodinae) ist ein Paar sehr klein und den andern Drüsen so dicht angelagert, daß es erst durch genaue Präparation gelingt, die einzelnen Drüsen zu sondern. Jede Drüse wird von einer starken quergestreiften muskulösen Hülle umgeben. Diese ist, wie die Ontogenie lehrt, ein Produkt des M. sphincter cloacae. Hierin stimmen die Marsupialen mit *Echidna* überein, bei welcher nach Keibel die Muskulatur der Cowperschen Drüse ebenfalls vom M. sphincter cloacae ableitbar ist. Verfolgt man die Ausführungsgänge nach dem Urogenital-Kanale hin, so erkennt man, daß sie kurz vor der Mündungsstelle sich miteinander vereinigen, so daß fast immer nur eine einzige solche im Urogenital-Kanale besteht (vgl. Fig. 49 von *Halmaturus*). Nur bei *Phascologale flaviceps* fand ich direkt nebeneinander gelagert zwei Ausführungsöffnungen vor.

Die meistens einfache Mündungsstelle liegt auf symmetrischen großen Papillen, welche von der dorsalen (rectalen) Seite in da

Lumen des Urogenital-Kanales hineinragen. Die Papillen sind, wie Oudemans auch für *Dipelphys* angibt, von einer Art Sinus des Urogenital-Kanales, der sich noch etwas cranialwärts ausdehnt (s. in Fig. 49), umgeben. Das Lumen des Kanals verändert in der Höhe der Einmündung der Drüsen seine Form. Cranial von der Mündungsstelle, wo der Traktus ausschließlich entodermaler Natur ist, steht das Lumen sagittal, caudal davon, wo er gemischter Natur ist, ist es horizontal gerichtet und mit einem medianen, senkrecht darauf stehenden Schenkel versehen.

Die Tatsache der einfachen Einmündung der Cowperschen

Fig. 49.



Einmündung der Cowperschen Drüsen bei *Halmaturus*. *c.u.g.* Urogenital-Kanal; *s.* Sinus in diesem Kanale; *c.d.* Ausführgang der Cowperschen Drüsen; *p.c.d.* Papille.

Drüsen wird durch die Ontogenie verständlich. Die später getrennten Drüsen verdanken einer einzigen Anlage ihre Entstehung. Die Drüse sproßt als einfacher Zellstrang aus der Wand des Urogenital-Sinus (wahrscheinlicher Ectodäum) hervor (*Halmaturus* 1,75 cm). Erst nachher kommen am Ende dieses Ganges sekundäre Gänge hinzu (*Halmaturus* 3,2 cm), welche zu dem verwickelten Baue Veranlassung geben. Die einfache Cowpersche Drüse der Beutler besitzt also drei Lappen, welche durch Muskelmassen umgeben, voneinander getrennt sind. Die orale Wandung des Ectodäums ist nach meiner Meinung der Mutterboden für die erste Anlage der Drüsen, gleichwie bei *Echidna*. Bei einem *Halmaturus*-Beuteljungen von 1,75 cm waren beiderseits von der Phallusleiste zwei Kernanhäufungen sichtbar,

welche anscheinend die Anlagestellen der Cowperschen Drüsen waren (Fig. 37).

Die weitere Ontogenie läßt einen Unterschied mit *Echidna* und dem Menschen erkennen. Im Gegensatze mit dem, was Keibel und sein Schüler Voit über die Entwicklung der Cowperschen Drüsen bei *Echidna* beschreiben und abbilden, kommen keine netzförmigen Verbindungen oder Anastomosen zwischen benachbarten Drüsenlumina bei Beutlern vor. Die hervorsprossenden Drüsengänge verlaufen dichotomisch verzweigt, etwa radiär zur Peripherie des Drüsenkörpers.

4. Gl. praeputiales, bzw. Drüsen in der Wandung der Penistasche.

In der Wandung der Penistasche habe ich, abgesehen von den großen Haarbalgdrüsen, bei mehreren Formen (*Didelphys*, *Phascologale*, *Sminthopsis*, *Halmaturus*) zusammengesetzte tubulöse Drüsen gefunden, deren Lumina mit einem einschichtigen, niedrigen Epithel ausgekleidet waren. Besonders bei *Sminthopsis* waren sie überaus mächtig entwickelt und kamen in Form und Ausbreitung mit den Drüsen des weiblichen Geschlechtes überein, welche ich früher beschrieb und abbildete (3).

5. Rectaldrüsen. Bei männlichen Beutlern kommen zwei Paar Rectaldrüsen vor, welche in cranio-caudaler Richtung angeordnet sind. Nicht bei allen Formen gelangen beide Paare zur Entfaltung. Bei sämtlichen Phalangeridae gelangt nur das caudal gelagerte Paar zu weiterer Entwicklung; während die mehr cranial gelagerte Drüsenanlage in der Form eines am Ende zuweilen geteilten Zellstranges verharrt. Den feineren Bau der Rectaldrüsen weiblicher Beutler habe ich früher in einer speziellen Arbeit auseinandergesetzt. Die Rectaldrüsen männlicher Formen kommen hiermit überein. Hier werde ich nur die Rectaldrüsen von *Hypsiprymnus* näher besprechen, bei welcher Species sie eine besondere und starke Entwicklung erfahren. Die Ausscheidung eines intensiv stinkenden Secretes weist daraufhin, daß diese Drüsen, sei es zum geschlechtlichen Verhalten, sei es zur Verteidigung des Tieres in näherer Beziehung stehen.

Eröffnet man das Ectodäum und das Rectum von der oralen Seite her, dann fallen dreierlei Ausführöffnungen ins Auge. Zunächst fällt in der Mitte der dorsalen Wandung des Ectodäums ein langer und spitz endigender Fortsatz auf, der aus der äußeren Öffnung hervorragt. Bei der Beschreibung der äußeren Geschlechtsorgane fand dieser Fortsatz Berücksichtigung. Seine Spitze trägt zwei

kleine runde und seitwärts gerichtete Ostien. Diese Öffnungen führen in lange und dünne Kanäle, welche den Fortsatz in ganzer Länge durchsetzen, weiterhin in schräg cranialer Richtung die Ectodäumwandung durchbohren und schließlich in zwei runde Drüsenkörper übergehen.

Was die Entwicklung und den Bau dieser Drüse anbelangt, so gilt folgendes. Bei einem Beuteljungen von 8 cm geht von der Vorragung der caudalen (bzw. dorsalen) Ectodäumwandung ein Drüsengang nach innen, welcher die Ectodäumwand schräg cranialwärts durchsetzt und nach längerem Verlaufe in einem Drüsenkörper endet, der im Baue mit einer sich entwickelnden Rectaldrüse übereinkommt. Sie lagert zwischen zwei Schichten des M. sphincter cloacae.

Bei einem Beuteljungen von 14 cm hat sich die Vorragung stärker entwickelt (vgl. Fig. 2*b*, Taf. V), der Ausführungsgang sich entsprechend verlängert. Dieser ist mit einem mehrschichtigen Epithel austapeziert. Der Drüsenkörper besitzt eine centrale Höhle, umringt von einem Kranze sekundärer kleinerer Höhlen. Die ganze Drüse hat sich von der Umgebung losgelöst und besitzt eine eigene Muskelkapsel. Auch die Drüse des erwachsenen Tieres zeigt den Bau der Rectaldrüse, wie man sie bei den Phalangeridae antrifft.

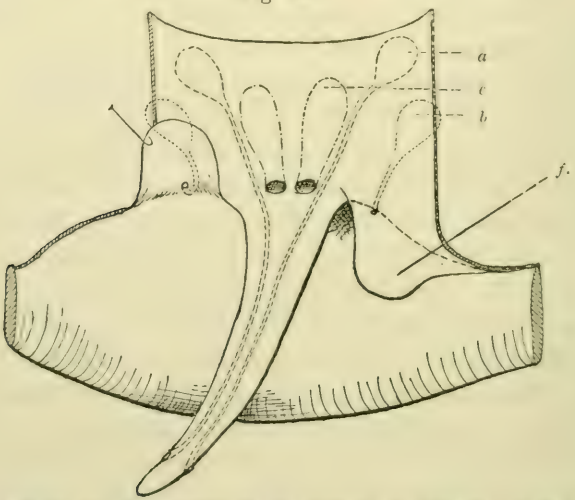
Wir haben hier also eine Rectaldrüse vor uns, welche an einer besonderen Stelle (auf der rectalen Wandung des Ectodäums) entsteht und später außerhalb des Proctodäums ausmündet. Das zweite Paar der Rectaldrüsen (auf Fig. 50 mit *b* angedeutet) mündet seitlich vom oben genannten Fortsatz im obersten Teile des Proctodäums. Die Ausmündungsstelle liegt unter einer großen Falte der Schleimhaut verborgen, welche links auf der Fig. 50 umgeklappt ist. Der ziemlich kurze Ausführungsgang führt schräg cranial- und lateralwärts zu einem großen und ovoiden Drüsenkörper, der von einer dicken Muskelkapsel umgeben ist.

Über Entwicklung und feineren Bau gilt folgendes. Beim Beuteljungen von 8 cm bildet die Drüsenanlage einen nur 450 μ langen und sehr breiten soliden Zellstrang, der von der seitlichen Wandung des Ectodäums ausgeht (Fig. 45 *a. b.*). Diese Lagerung hat sich, durch die Aufteilung des Ectodäums, beim Beuteljungen von 12 cm derart geändert, daß die Drüse im Proctodäum ausmündet. Sie hat sich daneben weiter differenziert. Der dicke Zellstrang hat ein unregelmäßiges Lumen bekommen, um das die Zellen in vielen Schichten angeordnet sind. Er ist damit zu einem kurzen

Ausführungsgange geworden. An seinem Ende teilt er sich in mehrere sekundäre Gänge, welche ihrerseits in verzweigte und netzförmig anastomosierende Zellstränge übergehen. Im Centrum der ganzen Masse finden sich bereits einige Lumina. Der Beginn secretorischer Tätigkeit ist wahrzunehmen. Diese besteht, wie die Untersuchung beim erwachsenen Tiere lehrt, in der Produktion eines gelblichen, amorphen Secretes, das einen stark durchdringenden Riechstoff enthält. Bei der Produktion des Secretes gehen, wie in der Rectaldrüse, Zellen zugrunde.

Der Drüsenkörper besitzt einen centralen, großen Alveolus,

Fig. 50.



Proctodäum und Rectum von *Hypsiprymnus*, an der dorsalen Seite geöffnet. *a* und *b* Rectaldrüsen *c* Sinus.

welcher mit Secret prall angefüllt ist, jedoch keinen Anteil an der secretorischen Tätigkeit zu nehmen scheint; er ist mit einem scharf begrenzten, etwa zweischichtigen Epithel bekleidet. In ihn münden die ihn rings umgebenden kleineren und miteinander anastomosierenden Drüsenlumina aus, welche alveoläre Endanschwellungen zeigen.

Das dritte, nicht als eigentliche Drüse zu bezeichnende Gebilde liegt dicht neben der Medianlinie auf der dorsalen Wandung des Proctodäums (Fig. 50*c*), dicht an dessen oberer Grenze. Eine große runde Öffnung führt in einen geräumigen Blindsack, dessen Ausdehnung in Fig. 50 angegeben ist. Der Blindsack nimmt seine Entstehung, wie die Untersuchung des Beuteljungen von 8 cm lehrt, aus

der dorsalen Wandung des Proctodäums als einfache, median gelagerte Ausstülpung. Beim Beuteljungen von 14 cm ist die Ausstülpung median und unpaar; erst nach vielen Schnitten teilt sie sich in zwei Abschnitte. Der unpaare Abschnitt wird allmählich in das Proctodäum aufgenommen, so daß die Ausstülpung beim erwachsenen Tiere paarig erscheint.

Ich fand einen der beiden Säcke prall mit dem stinkenden Secrete aus der zweitgenannten Rectaldrüse angefüllt. Vielleicht dient er als Reservoir für das Secret, welches in bestimmten Augenblicken in größerer Menge durch Kontraktion der kräftigen muskulösen Wandung ausgelassen werden kann. Die Schleimhaut zeigt eine große Zahl von Falten, was auf eine Ausdehnungsfähigkeit hinweist; mikroskopisch stimmt sie im Baue mit der Wand des Proctodäums überein.

Testikel und Epididymis.

a) Lagerung und Hüllen.

Die beiden Testes und Epididymes machen bei Beutlern einen vollständigen Descensus durch und bleiben zeitlebens in dem präpenialen Scrotum liegen. Rückkehr in die Bauchhöhle durch Muskelwirkung (M. cremaster) kommt anscheinend nicht vor.

Im Scrotum lagern die Testes einander sehr dicht an; die einander zugekehrten Flächen, durch ein dünnes Septum scroti getrennt, sind meistens abgeplattet. Die Epididymes liegen dorsolateral von den Testikeln.

Das Scrotum ist der vorderen Bauchwand sehr breit (*Phascolomys*) angelagert, sog. sessiles Scrotum, oder die Verbindung zwischen Scrotum und Bauchwand ist eine schmale, stielartige (übrige Beutler). Die Scrotalhaut und das subcutane Bindegewebe geben zu besonderen Bemerkungen keinen Anlaß; ein dickerer Bindegewebsstrang verläuft zwischen die Scrotalhaut und den Testikel, das Gubernaculum Hunteri.

Die Hüllen des Testikels sind die üblichen. Eine deutliche Fascia Cooperi als Produkt des M. obliquus abdominis externus konnte ich nicht präparieren, es sei denn, daß das dünne Bindegewebslager, welches den M. cremaster bedeckt, als solche betrachtet werden muß. Der M. cremaster bezieht seine Fasern, wie früher ausführlicher beschrieben wurde, ausschließlich aus dem M. transversus abdominis. Die Muskelbündel lagern dem Funiculus sperma-

ticus anfangs lateral an, um ihn nach und nach ganz zu umschließen. Sie strahlen auf die Testikeloberfläche aus.

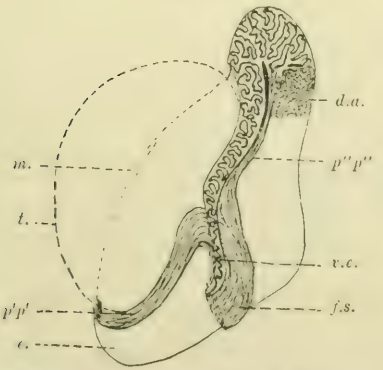
Ebensowenig wie eine Cooper'sche Fascie war eine deutliche Tunica vaginalis communis zu präparieren.

Zwischen parietalem und visceralem Blatt der Tunica vaginalis propria findet sich der Sinus vaginalis. Die Verhältnisse beider Blätter des Bauchfelles im Scrotum sind im Abschnitte über das Peritoneum nachzusehen. Daselbst wurde auch schon die Aufmerksamkeit auf die tiefschwarze Pigmentierung gelenkt, welche das parietale Blatt bei vielen Formen aufweist. Die Pigmentierung greift auf das viscerale Blatt nicht über. Im Samenstrange kommt nur hin und wieder Pigmentierung vor.

b) Makroskopischer Bau von Testikel und Epididymis.

Zieht man Testikel und Epididymis auseinander, dann kann man die Form des ganzen Testikels übersehen; sonst wird er teilweise durch die Epididymis bedeckt. Der Hoden stellt ein Organ von fast kugeliger (*Didelphys*) oder mehr ovoider Gestalt (Phascolarctidae, Phalangeridae) mit glatter Oberfläche vor. An keiner Stelle ist er mit dem Epididymis in fester Verbindung, das breite Mesorchium erlaubt eine große Beweglichkeit gegen die Epididymis.

Fig. 51.



Schema des Verlaufes der Gefäße im Mesorchium und Vas epididymidis bei *Halmaturus*. *d.a.* Drüsiger Teil der Epididymis; *v.e.* Vas epididymidis; *p'p'* Plexus pampiniformis, mit dem Teil der zum Nebenhoden (*p''p''*) und zum Hoden (*p'p'*) zieht; *e* Epididymis.

Zunächst fällt die Gefäßversorgung des Testikels durch die Verteilung der oberflächlich verlaufenden, hauptsächlich venösen Gefäße auf. Der Gefäßverlauf ist bei verschiedenen Beutlerformen sehr different und auch abweichend von dem Verlaufe der oberflächlichen Gefäße der Hoden andrer Säuger. Es läßt den Gedanken aufkommen, daß vielleicht ein Konnex zwischen innerer Organisation und Gefäßverteilung bestehe, obwohl ich Sicheres darüber nicht aussagen kann. Ich gebe hier nur einige Befunde wieder. Die Frage selbst läßt sich nur an großem Vergleichsmaterial studieren, was den Rahmen dieser Arbeit überschreiten würde.

Bei *Didelphys* durchsetzen die Gefäße das Mesorchium an dessen freiem Rande und begeben sich zum Testikel, wo sie sich radiär verteilen. Ähnliches sieht man bei *Dasyurus*. Bei *Phascolomys* verteilen sich die Gefäße (man erkennt nur die ganze Gruppe, Arterie und Venen nicht gesondert) in zwei Gruppen. Eine Gruppe zieht zum Nebenhoden, die andre verläuft in großem Bogen zwischen die Blätter des Mesorchiums zum Testikel (Fig. 14, Taf. VI). Hier erreichen sie dessen Spitze und verteilen sich von da auf die Oberfläche. Hierbei treten einige Hauptgefäße in den Vordergrund; sie sind parallel der Längsachse des Testikels auf dessen Oberfläche zu verfolgen, wo die Äste sich baumförmig abzweigen. Die Hauptgefäße treten an der Spitze des Testikels, wo sie in das Mesorchium übergehen, wirbelförmig zusammen.

Ductus efferentes testis (siehe unten) und Blutgefäße des Testikels sind zwischen den Mesorchiumblättern weit voneinander entfernt (vgl. Fig. 14, Taf. VI).

Bei den Macropodinae ziehen die Blutgefäße, aus dem Samenstrange kommend, mehr direkt zum Testikel, doch bleiben sie weit vom Rande des Mesorchiums entfernt (vgl. Fig. 15 auf Taf. VI). Sie erreichen den Testikel an einem seiner spitzen Pole und verteilen sich dann auf dessen Oberfläche. Hier treten Differenzen auf. An der einen Testikelfläche erblickt man ein Gefäß, das in der Mitte der Oberfläche liegt, und von dem sich nach und nach die Äste in das Organ einsenken (es ist offenbar eine Vene). An der gegenüberliegenden Seite befinden sich zwei Gefäße, welche einander vollkommen parallel verlaufen, und in welche die Äste von je einer Testikelhälfte sich einsenken. Etwas tiefer gelagert schimmern kleine gleichverlaufende Arterien durch.

Die Epididymis ist ein Organ von länglicher Form, das den Testikel teilweise bedeckt. Zieht man den Nebenhoden vom Hoden ab, dann kann man an ihm eine äußere konvexe und eine innere konkave Fläche unterscheiden. Die Ränder zwischen beiden Flächen sind glatt, außer bei *Dasyurus* (Fig. 16, Taf. VI), bei dem sie durch eine starke Crenilierung ausgezeichnet sind. Die äußere, konvexe Fläche ist teilweise breit dem parietalen Blatte der Tunica vaginalis propria angeheftet (Mesepididymis), der übrige Teil ragt frei in den Sinus vaginalis (vgl. Peritoneum). Von der Mitte der konkaven, den Hoden zugewendeten Fläche, geht das Mesorchium aus, das Hoden und Nebenhoden verbindet.

Es ist nicht zulässig, am Nebenhoden Caput und Cauda zu

unterscheiden, wie es in der menschlichen Anatomie gebräuchlich ist, was wohl durch die Abwesenheit eines Corpus Highmori und der Coni vasculosi verursacht wird.

Es sind äußerlich an der Epididymis zwei Regionen zu sehen, welche sich durch das Kaliber der durchschimmernden Kanälchen unterscheiden. Eine Region mit Kanälchen von großem Kaliber (der stark geschlängelte Ductus epididymidis) setzt sich scharf ab gegen eine Region mit Kanälchen von viel kleinerem Durchschnitt (die Epididymiskanälchen). Letztere nehmen nur einen kleinen Teil der Epididymis ein.

Die Verbindung zwischen Testikel und Epididymis kommt nur durch ein oder durch wenige Kanälchen zustande. Diese Ductus efferens testis (bzw. D. efferentes testis) lagern nur bei *Didelphys* am Rande des Mesorchiums, bei den andern bleiben sie etwas von ihm entfernt. Bei den Macropodinae begleiten sie die das Mesorchium durchsetzenden Gefäße. Bei *Phascolomys* durchsetzt ein Gang die Mitte des Mesorchiums, weit von den Gefäßplexus entfernt, und tritt in der Mitte des Nebenhodens ein (Fig. 14, Taf. VI).

Mikroskopischer Bau und Entwicklungsgeschichte.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle einen Beitrag zur Spermatogenese der Beutler zu liefern. Diese ist in mehreren Arbeiten der letzten Jahre ausführlich beschrieben worden (Fürst, v. Korff, Benda). Ich beschränke mich daher für den Testikel auf einige wenige entwicklungsgeschichtliche und histologische Angaben und werde nur auf den Bau des Nebenhodens und die Entwicklung der Verbindung zwischen beiden Organen etwas näher eingehen.

Auf Durchschnitten von Quer- und Längsschnitten zeigt sich der Testikel aufgebaut aus einer sehr großen Zahl geschlängelt verlaufender Samenkanälchen, welche durch sehr wenig Bindegewebe voneinander getrennt sind. Ich sah keine Queranastomosen zwischen benachbarten Kanälchen, womit natürlich nicht gesagt ist, daß solche fehlen. Der ganze Komplex von Hodenkanälchen wird von einer aus parallelen Bindegewebsfasern bestehenden Tunica albuginea umgeben.

Betrachtet man einen Längsschnitt durch einen sich entwickelnden Hoden, wie Fig. 52 ihn wiedergibt, dann fällt sofort eine bestimmte Lagerung der Hodenkanälchen auf. Diese verlaufen etwas geschlängelt, im allgemeinen senkrecht gegen die Längsachse des

Organes, wobei sie nach einer Stelle des Organes konvergieren. Schält man vom erwachsenen Organe die Tunica albuginea ab, dann trifft man übereinander gelagerte Schichten von Hodenkanälchen, welche durch dünne Schichten fibrillären Bindegewebes getrennt sind. Diese Schichten sind den Lobuli im Testikel des Menschen nicht völlig vergleichbar, denn ein Zusammentreten der Septen zur Bildung eines Corpus Highmori fehlt den Beutlern.

Die Hodenkanälchen sammeln sich bei allen untersuchten Formen zu ganz wenigen Kanälen (oder einem einzigen Kanal), welche die Verbindung zwischen Hoden und Nebenhoden herstellen.

Ich traf im Bindegewebe des Hodens die sog. interstitiellen

Fig. 52.

Schnitt durch den Hoden von *Halmaturus Benetti*. 10,5 cm. Vergr. 33,5. *p.p.* Plexus pampiniformis; *m.g.* Rest des MÜLLERschen Ganges; *v.e.* Vas epididymidis; *t.s.* Tubuli seminiferi.

Zellen reichlich an als große runde oder polygonale Zellen mit großem runden Kern. Kristalle fand ich in ihnen nicht.

Was den Nebenhoden und die Verbindung zwischen beiden Organen betrifft, so muß ich etwas weiter ausholen und an die Entwicklungsgeschichte erinnern, wie ich sie teilweise früher (5) beschrieb.

Zur Zeit der Geburt funktioniert die Urniere und lagert an ihrer ventro-medialen Seite der Testikel. Es besteht noch keine Verbindung zwischen beiden. Die Urnierenkanälchen reducieren sich in cranio-caudaler Richtung und bilden sich nicht in Nebenhodenkanälchen um. Der WOLFFsche (und MÜLLERsche) Gang wächst bogenförmig in den Testikel hinein und erlangt da Verbindung mit den nach einem Punkte konvergierenden Hodenkanälchen. Sind alle Urnierenkanälchen reduciert, dann wird der ganze Nebenhoden ausschließlich vom geschlängelt verlaufenden Ductus epididymidis

eingenommen; es fehlen alle Nebenhodenkanälchen (*Didelphys*, *Dasyurus*, *Halmaturus*). Erst später entstehen an einer scharf umschriebenen Stelle des Nebenhodens die sog. Nebenhodenkanälchen entweder durch Sprossungen oder, was ich für möglich halte, durch Spaltungen an dem einzig vorhandenen Gange. Ich unterscheide den betreffenden Teil als Pars conglomerata des Ductus epididymidis.

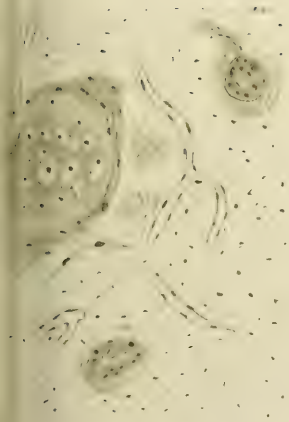
Diesen Entwicklungsmodus kann ich jetzt für die Phalangeridae bestätigen. Auch bei ihnen besteht anfangs nur ein einziger Gang, aus dem erst später die eben erwähnten Kanälchen hervorgehen.

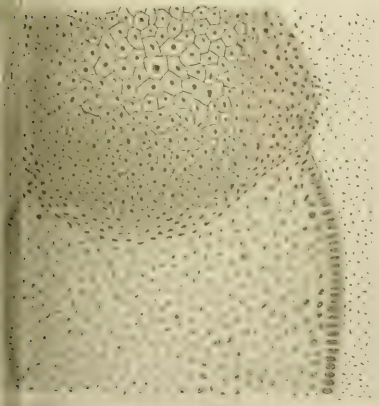
Die Netzbildung bleibt nicht auf den Nebenhoden beschränkt: sie erstreckt sich allmählich auch auf die Verbindungsstrecke zwischen Testikel und Epididymis. Beim erwachsenen Tiere bildet diese Verbindung einen feinen Strang, in dem eine größere Zahl von Kanälchen dicht nebeneinander verlaufen, welche ein langgestrecktes Netzwerk darstellen (vgl. Fig. 17, Taf. VI).

Obwohl also bei den Beutlern zwischen Hoden und Nebenhoden mehrere Verbindungsgänge als Ductus efferentes testis verlaufen, so nehmen sie doch eine andre Entwicklung als die Ductus efferentes testis höherer Säugetiere; sie sind diesen nur der Funktion nach gleichwertig.

Die sog. Nebenhodenkanälchen nehmen in der Epididymis der Beutler nur einen kleinen, scharf begrenzten Platz ein. Dieser ist äußerlich am Kaliber der durchschimmernden Kanälchen zu erkennen. Sie besitzen ein einschichtiges Cylinderepithel, an dem secretorische Tätigkeit zu erkennen ist. Die Zellen sind mit unregelmäßigen Fortsätzen (Cilien) besetzt. Glattes Muskelgewebe, das Disselhorst im Nebenhoden von *Phalangista* beschrieb, fand ich bei Macropodinae (*Onychogale*). Die Umhüllung des Nebenhodens besteht außer aus dem Peritoneum aus einer Tunica albuginea, zwischen deren Bindegewebsfasern große und weite Lymphspalten auffallen. Auch größere Blutgefäße verlaufen hier. Die Struktur des Ductus epididymidis gibt zu besonderen Bemerkungen keinen Anlaß. Äußerst stark geschlängelt verlaufend erfüllt der Gang den größten Teil des Nebenhodens und verläßt diesen an der lateralen, konvexen Fläche, um in den Samenstrang einzutreten. Der Übergang vom Nebenhoden in den Samenstrang liegt nicht am Ende dieses Organes, sondern wie die Fig. 14—16 auf Taf. VI zeigen, in der Mitte dessen Höhe.

Appendices testis habe ich nur einmal mit Sicherheit, bei *Dasyurus macrourus*, aufgefunden.





Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Andern Resten des MÜLLERschen Ganges hingegen begegnete ich mehrere Male bei Beuteljungen. Bei *Didelphys* und *Dasyurus* durchsetzt der MÜLLERsche Gang den Nebenhoden in ganzer Ausdehnung als ein Kanal mit rundem Lumen und einschichtigem Cylinderepithel. Bei Macropodinae (*Halmaturus*) fand ich einen solchen Kanal nicht.

Bei allen Beutlern bleibt das caudale Ende des MÜLLERschen Ganges bestehen und trägt bei zur Bildung des Ductus deferens. Ich habe früher den sehr eigenartigen, spiralig umeinander gedrehten Verlauf beschrieben, welchen WOLFFscher und MÜLLERscher Gang bei ihrer Einmündung einschlagen. Das Endstück des MÜLLERschen Ganges, das um den WOLFFschen Gang herum verläuft, verschmilzt später mit ihm zu einem einzigen Kanale. Am Verschmelzungspunkte nimmt das Lumen des Ductus deferens plötzlich ziemlich stark zu (Macropodinae), eine Erscheinung, welche in dem Ostium, das im Verlaufe der Vagina bei den Macropodinae angetroffen wird, ihr Homologon hat.

Der caudale Teil des Ductus deferens und der unterste Teil der Vagina lateralis sind somit einander vollständig homolog.

Aus der eben beschriebenen Verbindung beider Kanäle erhellt sofort, warum bei Beutlern eine Vagina masculina fehlt. Die Beobachtung von YOUNG (32), der eine solche bei *Phascolarctos* beschreibt, kann ich nicht bestätigen.

Die Struktur des Funiculus spermaticus gleicht derjenigen bei andern Säugern. Die große Zahl von Blutgefäßen, welche einen Teil des Querschnittes ausmachen, besteht hauptsächlich aus äußerst feinen Arterien. Mehr nach der Peripherie zu finden sich die größeren Venen. Eine kleinere Anhäufung von Gefäßen liegt in der Umgebung des Ductus deferens und stellt die Zweige der Art. und Vena deferentialis vor. Der Verlauf der Art. spermatica interna ist im Abschnitte der Bauchwandmuskulatur beschrieben worden.

Scrotum.

Die Beutler besitzen ein präpenial gelagertes Scrotum, ausgenommen *Notoryctes typhlops*, dem ein Scrotum fehlt (STIRLING, SWEET).

Die Scrotalanlage tritt in der Form zweier länglicher Wülste auf der vorderen Bauchdecke zutage, welche in der Medianlinie aneinander grenzen. Diese Area scroti liegt in bestimmtem oralen Abstande von der Anlage der äußeren Geschlechtsorgane; sie nimmt

dieselbe Stelle ein wie beim Weibchen das Mammarfeld. Auf Querschnitten stellt die Scrotalanlage hauptsächlich eine subepidermoidale Anhäufung von Bindegewebe vor. In der Mitte dieses lockeren Bindegewebes fällt durch dunklere Tinktion das Ende des Ligamentum inguinale auf. Dieses wird, an seiner medialen Seite, von einem Processus vaginalis peritonei begleitet. Ich konnte keine besonderen Unterschiede in der Größe dieser Peritonealausstülpung finden. Eine besondere Größe der Bursa bei *Perameles*, worauf KLAATSCH hinweist (l. c. S. 624), ist mir nicht aufgefallen.

Die Scrotalanlage hebt sich bald von der vorderen Bauchdecke ab, indem die Testikel schon sehr früh in sie eintreten.

Untersucht man die Scrota von Beuteljungen auf Querschnitten, dann sind zwei Teile an ihnen zu unterscheiden. In dem einen Teile lagern die Testikel. Der zweite Teil bildet einen soliden Fortsatz, der angefüllt ist mit Bindegewebe, in welches das Lig. inguinale ausstrahlt. Später scheint dieser Teil zu verschwinden. In der Subcutis des Beutlerscrotums findet man immer glatte Muskelelemente, welche ein Art Tunica dartos darstellen.

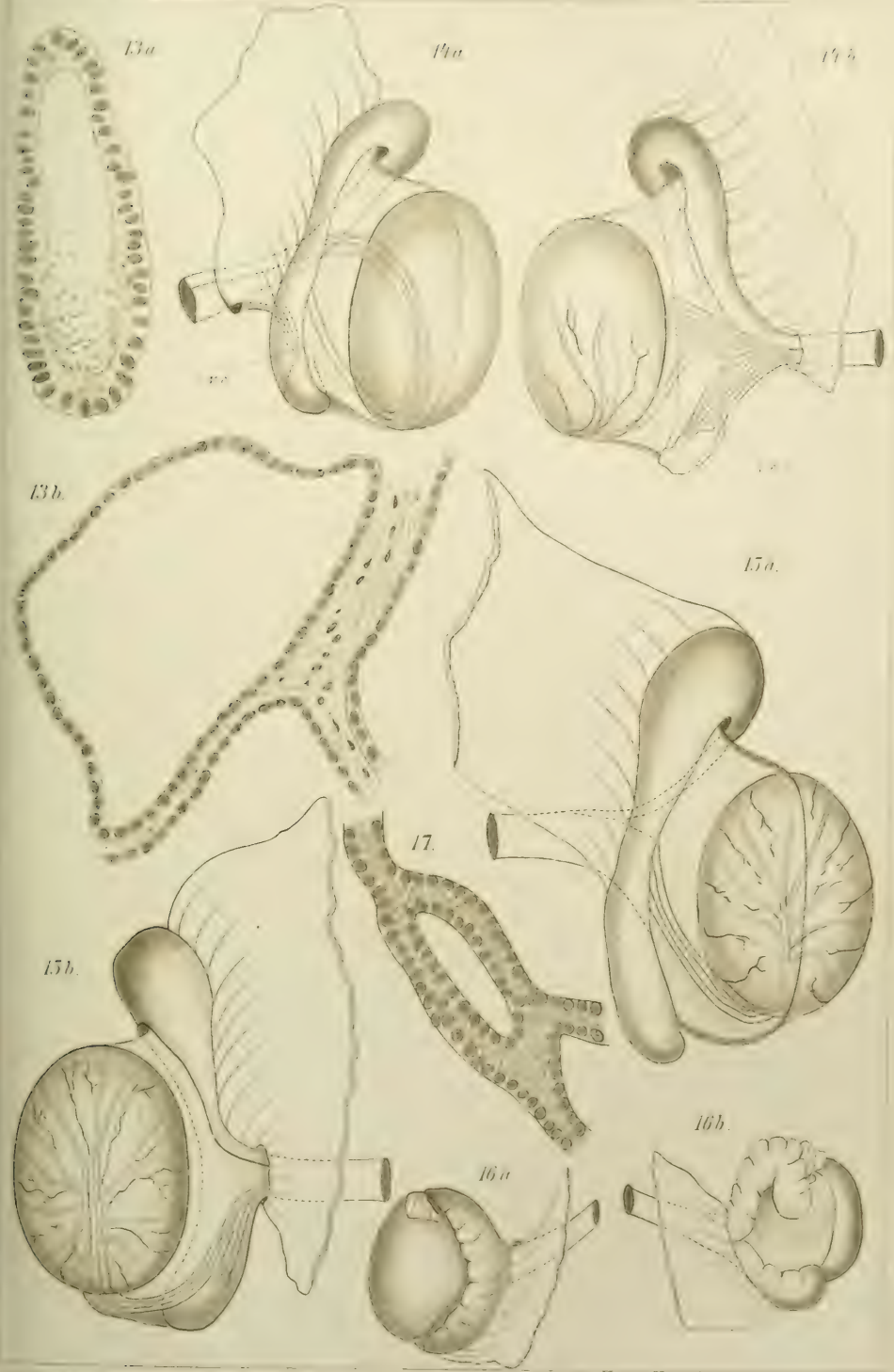
Beim erwachsenen Tiere ist das Scrotum sog. sessil (*Phascolomys*), oder es hängt durch einen schmaleren sog. Scrotalstiel (KLAATSCH) mit der vorderen Bauchdecke zusammen. Bei *Notoryctes* liegen die Testikel zwar subcutan, aber es fehlt, wie schon anfangs vermeldet, ein eigentliches Scrotum.

Der Hodensack umschließt, speziell bei den Macropodinae, die beiden Testikel sehr eng, so daß diese dicht aneinandergeschlossen öfters sogar an der medialen Seite abgeplattet sind.

Die Bilateralität des Scrotums, welche sich schon bei der ersten Anlage ausprägt, bleibt durch die Anwesenheit eines Septum scroti erhalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 347
Äußere Geschlechtsorgane 349
Muskulatur 353
Peritoneum 361
Harnblase 365
Penis 367
Penistasche 381
Urogenital-Kanal 388
Accessorische Geschlechtsdrüsen 420
Testis und Epididymis 427
Scrotum 433



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. Johannes Arnoldi, Jena.

Figurenerklärung.

Tafel V u. VI.

Fig. 1. Äußere Geschlechtsorgane von *Perameles obesula* ♂ 5 cm.
Fig. 2. Äußere Geschlechtsorgane von *Hypsiprymnus rufescens*. *a* ♀ 63 mm; *b* ♂ 14 cm.
Fig. 3. Äußere Geschlechtsorgane von *Halmaturus thetidis*. *a* ♂ 10,4 cm; *b* ♂ 16 cm; *c* ♂ 19 cm.
Fig. 4. Penis und Penistasche von *Phascolomys cinereus*.
Fig. 5. Durchschnitt durch den Knorpelstab im Penis von *Phascolomys cinereus*. Vergr. 135.
Fig. 6. Einmündung der Ureteren und Ductus deferentes bei *Didelphys marsupialis*.
Fig. 7. Colliculus seminalis von *Phascolomys cinereus*.
Fig. 8. Colliculus seminalis von *Phalangista lemurina*.
Fig. 9. Colliculus seminalis (?) von *Hypsiprymnus rufescens*.
Fig. 10. Querschnitt durch den Urogenital-Kanal von *Perameles obesula*. 5 cm Vergr. 135.
Fig. 11. Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm in der Phallusleiste von *Halmaturus thetidis*. ♂ 16,4 cm. Vergr. 130.
Fig. 12. Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm in der Wandung des Urogenital-Kanales von *Phalangista lemurina*. Vergr. 85.
Fig. 13. Querschnitt durch Drüsenschläuche der Prostata (*a*) und Gl. urethralis (*b*) von *Macropus dorsalis*. Vergr. 265.
Fig. 14. Testikel von *Phascolomys cinereus*.
Fig. 15. Testikel von *Macropus dorsalis*.
Fig. 16. Testikel von *Dasyurus macrourus*.
Fig. 17. Netzbildung im Verlaufe des Vas epididymidis.

Literaturverzeichnis.

1. Benda, C. Die Spermiogenese der Marsupialier. Semons zool. Forschungsreisen in Australien u. d. mal. Archipel. 27. Lief.
2. Boas, J. E. V. Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
3. v. d. Broek, A. J. P. Über Rectaldrüsen weiblicher Beuteltiere. Petrus Camper. Bd. II. S. 328.
4. —— Beiträge zur Kenntnis des Baues der weiblichen Geschlechtsorgane der Beuteltiere. Ibid. Bd. III. S. 221.
5. —— Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Urogenital-Apparates bei Beuteltieren. Ibid. Bd. IV. S. 302.
6. —— Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenital-Kanales bei Beutlern. Verhandl. d. anat. Gesellschaft. 1908. S. 104.
7. Cunningham, D. Marsupialia. Challenger Report. Bd. XVI. 1882.
8. Disselhorst, R. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Wiesbaden. Bergmann 1897.
9. —— Ausführapparat und Anhangdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. Bd. IV von Oppels Lehrbuch d. vergl. mikrosk. Anatomie.
10. —— Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialen. Semons zool. Forschungsreisen. 1904. S. 121.
11. Eggeling, H. Die Dammmuskulatur der Säugetiere. Inaug. Diss. Heidelberg. 1895.

12. Felix und Bühler. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. in O. Hertwigs Handbuch d. vergl. und exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. Bd. III. S. 18.
13. Fleischmann. Morphologische Studien über Cloake und Phallus der Amnioten.
I. Unterhössel, P. Die Eidechsen und Schlangen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXX. S. 5.
II. Hellmuth, K. Die Schildkröten und Krokodile. Ibid. S. 46.
III. Pomayer, C. Die Vögel. Ibid. S. 70.
IV. Fleischmann, A. Die Säugetiere. Ibid. S. 107.
V. Schwarztrauber, J. Cloake und Phallus des Schafes und Schweines. Ibid. Bd. XXXII. S. 28.
Böhm, J. Die äußeren Genitalien des Schafes. Ibid. Bd. XXXIV. S. 248.
VI. Gruber, C. Bau und Entwicklung der äußeren Genitalien bei Cavia cobaya. Ibid. Bd. XXXVI. S. 3.
VII. Dürbeck, W. Die äußeren Genitalien des Schweines. Ibid. Bd. XXXVI. S. 517.
14. Fleischmann, A. Das allgemeine Resultat meiner Phallusstudien. Sitzungsbericht der phys.-mediz. Sozietät in Erlangen. Bd. XXXVIII. S. 358.
15. Frankl, O. Beiträge zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. Wien. Naturw.-math. Klasse. Bd. CIX. 1900.
16. Fürst, K. M. Über die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXX. S. 336.
17. Hill, J. P. Contributions to the morphology and development of the female urogenital organs in the marsupials. Proc. of the Linnean Society of W.S. Wales. Bd. XXIV, XXV.
18. Katz, O. Zur Kenntnis der vorderen Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei Beuteltieren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXVI. 1882.
19. Keibel, F. Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenital-Apparates von Echidna aculeata var. typica. Semons zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Lief. 22. S. 153—206.
20. Klaatsch, H. Über den Descensus testiculorum. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVI.
21. Kwietniewski. Zur Entwicklung der Wolffschen und Müllerschen Gänge bei den Nagetieren. Anatom. Anzeiger. Bd. XXXV. S. 195.
22. Lichtenberg. Beiträge zur Histologie, mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Urogenital-Kanals des Mannes. I. Anatom. Hefte. Bd. XXXI. S. 63.
23. Nicolas, N. A. Organes érectiles. Thèse. Paris 1886.
24. Oudemans, J. Th. Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Nat. Verh. v. d. Holl. Maatschappy. d. Wetenschappen. Haarlem 1892.
25. Owen, B. Comparative anatomy and physiology of vertebrates. Vol. III.
26. Paulet. Conclusions d'un mémoire sur l'anatomie comparée du perinée. Journal de Zoologie. Bd. V. 1876. p. 472.
27. Sack, A. Über die Verbindung der Crura penis mit dem Becken der Beuteltiere. Zool. Anzeiger. Bd. IX. S. 164.
28. Sweet, G. On the shin, hair and reproductive organs of Notoryctes typhlops. Parts IV and V. Quarterly Journal of microscopical Science. Bd. LI. p. 325.
29. Voit, M. Bau und Entwicklung der Cowperschen Drüse bei Echidna. Semons zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Lief. 27.
30. Weber, M. Studien über Säugetiere. II. Jena 1898.
31. —— Die Säugetiere. Jena 1904.
32. Young, H. Phascolarctos cinereus. Journal of anatomy and physiology Bd. XIII. p. 309.

Entwicklung und Bau des Urogenital-Apparates der Beutler und dessen Verhältnis zu diesen Organen andrer Säuger und niederer Wirbeltiere.

Von

Prof. **A. J. P. v. d. Broek.**

Mit 7 Figuren im Text und Tafel VII.

In diesem Aufsatze beabsichtige ich, erst eine allgemeine Übersicht über Entwicklung und Bau des Urogenital-Apparates der Beutler zu geben. Ich werde mich nicht auf das männliche Geschlecht beschränken, sondern auch das weibliche Geschlecht mit in den Kreis der Betrachtungen ziehen. Erst nach der Veröffentlichung früherer Untersuchungen über diesen Gegenstand kamen mir mehrere Präparate unter die Augen, durch welche manches, was früher nur lückenhaft untersucht wurde, später vervollständigt werden konnte, und welche die Vergleichung der Organe beider Geschlechter besser durchführen ließen. Allerdings können an dieser Stelle nur die hauptsächlichen Ergebnisse gestreift werden; für viele Einzelheiten muß auf die früheren Arbeiten hingewiesen werden. Außerdem werde ich, soweit die Gelegenheit sich hierzu bietet, den Geschlechtsapparat der Beutler sowohl mit dem der placentalen Säuger als auch mit dem der Monotremen und von niederen Wirbeltieren vergleichen. Für die Beschreibung nehme ich den Ausgang von einem noch nicht geschlechtlich differenzierten Stadium, welches ich bei einem *Phalangista*-Beuteljungen von 12 mm antraf.

Die Urniere, welche anscheinend sehr früh auftritt, bildet einen voluminösen Drüsenkörper, welcher das Cölom von jeder Seite her beträchtlich einengt. Der Geschlechtsstrang verläßt sie am caudalen Drüsenpol und verläuft in caudo-medialer Richtung zum Sinus

urogenitalis. Im Geschlechtsstrange befinden sich Wolffscher und Müllerscher Gang. Ersterer mündet in den Sinus urogenitalis, dessen seitliche Wandung er, wie bei monodelphen Säugern, durchbohrt. Der Müllersche Gang besitzt ein Ostium abdominale, er erreicht den Sinus urogenitalis noch nicht. Das Urodäum, die entodermale Cloake, ist bereits vollständig in Sinus urogenitalis und Rectum aufgeteilt; es hat sich also ein primitiver Damm gebildet. Sinus urogenitalis und Rectum senken sich hintereinander in eine ectodermale Cloake, in das Ectodäum Fleischmanns, ein.

Zwischen den Mündungen der Wolffschen Gänge beobachtet man die schon cranialwärts gerichteten Ostien der Ureteren. Wenn die Ureteren als Ausstülpungen der Wandung der Urnierengänge entstehen, was angenommen werden darf, dann ist der Teil zwischen ursprünglichem Ostium des Wolffschen Ganges und der Anlagestelle des Ureters (Allantoisstiel von v. Mihalkovics) in das Lumen des Sinus urogenitalis bereits aufgenommen worden. In einem solchen schnell sich vollziehenden Entwicklungsvorgange erblickt bekanntlich Keibel die Ursache für die von den monodelphen Säugern abweichenden Einmündungsverhältnisse der Ureteren und Wolffschen Gänge.

Der Ureter ist bereits mit der mesodermalen Nachnierenanlage in Zusammenhang getreten.

Der Sinus urogenitalis besitzt ein sehr kleines, sagittal gestelltes Lumen und geht nach vorn in die solide Uralplatte s. Phallusleiste über, welche als Doppellamelle entodermaler Zellen in die orale Afterlippe (Phallus) hineinragt. Der Sinus urogenitalis geht aufwärts in die Blasenanlage über. Dieser Teil ist ein äußerst kurzer Schlauch mit quergestelltem Lumen. Weiter aufwärts ist das Lumen verschmälert, und die Blasenanlage ist geschlossen. Eine Fortsetzung als Allantois oder Allantoisrest ist nicht zu beobachten. Die äußeren Geschlechtsorgane treten in der Form eines niedrigen Ringwalles auf, welcher ein kleines Lumen, das obengenannte Ectodäum, umgibt. An der oralen Seite besitzt der Wall eine Vorragung, den Phallus, oder orale Afterlippe, in welchen die Uralplatte sich fortsetzt.

Indem ich von diesem Stadium ausgehe, werde ich die Differenzierung in den beiden Geschlechtern besprechen, ich beginne mit dem excretorischen Apparate.

a) Urniere.

Die Glomerula lagern in ein bis zwei Reihen an der Medialseite des Organes. Sie haben, wie bei andern Säugern, eine ovale Form; ihre Durchmesser betragen als größte Länge 0,133 (*Didelphys*) — 0,2 (*Macropus*) mm und 0,08—0,1 mm als größte Breite. Sie scheinen also nicht zu solchen excessiven Größen auszuwachsen, wie bei andern Säugern (*Sus* bis zu 0,5 mm). In den Urnierenkanälchen tritt bei Beutlern eine Sonderung in einen secretorischen und in einen abführenden Teil auf. Durch die Färbung der Kerne sowie durch den größeren Durchmesser der Tubuli secretorii gegenüber den T. collectivi ist diese Differenzierung gekennzeichnet. Ob während der Entwicklung Nachbildung von selbständigen Urnierenkanälchen stattfindet, kann ich nicht angeben. Mit Bestimmtheit habe ich hingegen eine Sprossenbildung an den Urnierenkanälchen (*Trichosurus, Didelphys, Macropus*) wahrgenommen, welche anscheinend noch während des Individuallebens fortdauert. Hierin stimmen Beutler mit placentalen Säugern überein (Kollmann [Mensch], Mihalkovics [Kaninchen], Mac Callum und Weber [Schwein]). Die Urniere funktioniert noch eine bestimmte Zeit während des Individuallebens. Selenka gibt für *Didelphys* eine mehrere Wochen dauernde Funktion an. Wie lange diese Zeit bei andern Formen dauert, läßt sich bei dem unbekannten Alter der mir zu Gebote stehenden Beuteljungen nicht bestimmen. Aus den mir bekannt gewordenen Bildern schließe ich für die Beutler auf eine vielleicht nur kurze gleichzeitige Funktion von Urniere und Nachniere, (*Phalangista*), und ich stimme hierin mit Selenka überein (*Didelphys*). Ich traf Glomerula in der Nachnierenanlage schon zu einer Zeit an, wo die Urniere anscheinend noch auf dem Höhepunkt ihrer Funktion stand. Diese Erscheinung kann für eine gleichzeitige Funktion ins Feld geführt werden, obwohl das Vorhandensein von Glomerula dem Durchbruch der Nierenkanälchen in die Pelvisverzweigungen bekanntlich vorangeht. Beutler und Monotremen stimmen in dieser Hinsicht mit Reptilien überein. Diese werden auch mit funktionierender Urniere geboren welche noch längere Zeit mit der Nachniere zusammen in Tätigkeit bleibt. Unter den Säugern besitzen Monotremen und Beutler die am stärksten ausgebildeten Urnieren, welche höchstwahrscheinlich funktionieren. Dann folgen (nach S. Weber) Schwein, Kaninchen, Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen, Maus. Bei diesen monodelphen Säugern ist nach den Ausführungen von Felix die

Möglichkeit einer gleichzeitigen Funktion von Urniere und Nachniere sehr in Frage zu stellen (l. c. S. 374).

Die Reduction der Urniere geht anscheinend in cranio-caudaler Richtung vor sich und führt ziemlich schnell zum fast völligen Schwunde des ganzen Organes. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß die Urnierenkanälchen nicht in eine besondere Beziehung zur Geschlechtsdrüse treten. Bei der Reduction sieht man, ähnlich wie bei andern Säugern, Bindegewebe sich allmählich in der Umgebung der Kanälchen anhäufen; dann zerfallen die Epithelien nach und nach und gehen, ebenso wie die Glomerula, zugrunde. Das Verhalten des Urnierenganges und des Müllerschen Ganges findet bei den Ausführungsgängen der Geschlechtsdrüsen eine Besprechung.

Die Blase ist, wie aus der oben gegebenen Beschreibung hervorgeht, bei den Beutlern fast gänzlich entodermalen, urodäalen (cloakogenen) Ursprunges. Dazu kommt noch der vom Wolffschen Gange herzuleitende Abschnitt (mesodermaler Teil nach Felix). Ob bei den Beutlern auch Teile des Allantois am Aufbau der Blase sich beteiligen, habe ich nicht entscheiden können. Katz hält die Beutlerblase für homolog der ganzen Allantois. Aus einem Zustande, wie er beim Beuteljungen von 12 mm besteht, entwickelt sich die Blase durch allseitige Erweiterung der ursprünglichen Anlage. Hierin stehen die Marsupialier den Monotremen gegenüber, bei denen nach Keibels Untersuchungen die Harnblase eine Ausstülpung der ventralen Wandung der Harnblasen-Harnröhrenanlage bildet. Sie stimmen in der Blasengenese vielmehr mit monodelphen Säugern überein, mit denen sie auch die Topographie der Ostien der Ureteren und Ductus deferentes gemein haben.

Die Ureteren münden beim jüngsten Tiere zwischen beiden Wolffschen Gängen und in gleicher Höhe mit ihnen. Allmählich rücken die Ostien der Ureteren aufwärts, und es bildet sich bei Beutlern ein, dem Trigonum vesicae homologer Wandteil an der Übergangsstelle der Blase in die Urethra. Bezüglich des Wachstums und der Form dieses Trigonum vesicae sei auf die speziellen Beschreibungen und Maßangaben (*Halmaturus*) verwiesen.

Die Blase wächst, wahrscheinlich wegen der lang andauernden Milchernährung bei den Beuteljungen, sehr stark und ragt dann mit dem Scheitel frei in die Bauchhöhle hinein. Eine Fortsetzung des Scheitels als Lig. vesicale medium der menschlichen Anatomie besteht nicht.

Die Blasenwandmuskulatur verläuft hauptsächlich circulär. An

den Anheftungsstellen der drei Blasenligamente kommt Längsmuskulatur in Form von Taenien vor. Das caudale Ende der Blase setzt sich in die Urethra fort. Bei dieser ist zwischen männlichem und weiblichem Geschlechte zu unterscheiden.

Beim Männchen ist die Urethra sehr kurz. Die Blase setzt sich durch ziemlich plötzliche Verengerung des Lumens in einen schmalen und kurzen, als Blasenhals unterschiedenen Teil fort. Dieser geht an den Ostien der Ductus deferentes in einen Urogenital-Kanal über. Die Ostien befinden sich auf einer als Colliculus seminalis zu bezeichnenden Hervorragung der dorsalen Wandung, welche die direkte Fortsetzung des Trigonum Lieutaudi bildet. Für die Genese des Samenhügels verweise ich auf die Beschreibung des Urogenital-Kanales.

Fig. 1.

Harnblase und Urogenital-Kanal von *Trichosurus vulpecula*, ♀ ventral geöffnet.

Beim Weibchen sind zwei Zustände zu unterscheiden, je nachdem die Vaginae getrennt bleiben oder eine einfache Vagina besteht. Im ersten Falle setzt sich die Blase in eine kurze und weite Urethra fort, deren hintere Wandung durch die Ostien der Vaginae durchbrochen wird (vgl. Fig. 1 von *Trichosurus vulpecula*). Hier besteht somit völlige Übereinstimmung in Genese und Ausdehnung der Urethra in beiderlei Geschlechtern.

Im zweiten Falle bildet die Urethra einen langen und feinen Kanal, der mit kleinem Ostium in der vorderen Wandung der einfachen Vagina mündet (vgl. Fig. 2 von *Halmaturus*). Es bleibt die Frage zu beantworten, ob in diesem Falle die Urethra ausschließlich aus der ursprünglichen Harnblasen-Harnröhrenanlage entstanden sei (cranial von den Ostien der Urnierengänge), oder ob noch ein Teil des ursprünglichen Sinus urogenitalis zum Aufbau der Urethra beigetragen habe.

Diese Frage deckt sich natürlich mit der nach der Genese der einfachen Vagina der Macropodinae. Ist diese ein Produkt der Verschmelzung von den erst getrennten Vaginae oder sind Vagina und Urethra Teilprodukte des Sinus urogenitalis? Was ich auf Grund

meiner Präparate zur Lösung dieser Frage erfahren habe, gebe ich bei der Beschreibung der Geschlechtsgänge wieder.

Fig. 2*a*. Fig. 2*b*.

2*a* Medianschnitt durch die weiblichen Geschlechtsorgane von *Halmaturus ualabatus*. 2*b* Medianschnitt durch die männlichen Geschlechtsorgane von *Halmaturus ualabatus*.

b) Geschlechtsapparat.

Keimdrüsen.

Über die Entwicklung der Keimdrüsen habe ich früher ausführlicher berichtet und, da meine Präparate für histogenetische Zwecke nicht genügend waren, nichts Wesentliches hinzuzufügen.

Ich gebe zunächst eine vergleichende Übersicht über die Geschlechtsdrüsen und ihre Ausführgänge.

Zur Erläuterung dieser Tabelle genügen einige Angaben. Was die Gebilde in der Tunica parenchymatosa und im Gebiete der Tubuli seminiferi anlangt, so verweise ich auf meine früheren Beschreibungen. Über die im Centrum des Ovars gelagerten Teile kann ich

		weiblich	männlich
Geschlechtsdrüse	Rinde	Tunica parenchymatosa mit Follikeln.	Gebiet der Tubuli seminiferi.
	Centrum	Tunica vasculosa mit eingewachs. WOLFFschen Gange event. interstitielle Ovarialdrüse.	Hilus testis mit eingewachs. WOLFFschen Gange.
	Urniere	geht zugrunde. Vasa aberrantia im Lig. latum?	Vasa aberrantia?
WOLFFscher Gang	cranialer Teil	wächst in das Ovarium hinein.	wächst in den Testikel. Pars conjunctiva.
	mittlerer Teil	geschwunden. Vielleicht Kanälchen des Rete ovarii.	Pars conglomerata; drüsiger Teil des Nebenhodens.
	caudaler Teil	nimmt Teil an der Bildung der Vagina.	Vas epididymidis. Vas deferens.
MÜLLERscher Gang		Tuba.	Rest im Nebenhoden.
		Uterus.	geschwunden.
		Vagina (teilweise).	Medial vom Ductus deferens oder mit ihm verschmolzen (Macropodinae).

einiges Neue hinzufügen. Es findet sich im Hilus ovarii bei mehreren Formen, speziell den Macropodinae, ein Konvolut von Kanälchen, welche ich früher als Rete ovarii beschrieben und als Reste von Urnierenkanälchen betrachtet habe.

Vergleiche ich jetzt männliche und weibliche Tiere miteinander, so glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, die Kanälchen des Rete ovarii der Pars conglomerata des Nebenhodens homolog zu erachten. Sie entstehen in derselben Weise wie die Kanälchen im Nebenhoden, nämlich durch die Ausbildung eines Wundernetzes im Verlaufe des WOLFFschen Ganges, der in das Ovar in der gleichen Weise wie beim Männchen in den Hoden hineinwächst.

Bei einigen Beutlerformen habe ich eine interstitielle Ovarialdrüse angetroffen. Diese Drüse war im Ovar eines Beuteljungen von *Sminthopsis crassicaudata* von 25 mm anwesend, ferner im Ovar einer erwachsenen *Petrogale penicillata* und in einem Ovar einer jungen *Halmaturus Derbianus*. Da ich diese Drüse nicht nur im Ovar ausgewachsener Tiere, sondern auch ebensogut in einem Ovar

entwickelt fand, in dem erst Primärfollikel anwesend waren, so meine ich, daß die Entwicklung dieser Drüse bei Beutlern ohne jeden Zusammenhang mit dem Alter der Tiere ist, auch nichts mit der Bildung von Corpora lutea und atretischen Follikeln zu tun hat. Es scheint, daß diese Drüse, die bei verschiedenen monodelphen Säugern vorkommt und in den letzten Jahren studiert worden ist (Kaninchen, Fledermaus, Pferd), eine sehr verschiedene Genese haben kann. So meinen Regaud und Dubreuil einen bestimmten Konnex zwischen Alter des Tieres und Ausbildung der Drüse annehmen zu müssen (Kaninchen), indessen v. d. Stricht zwischen Corpora lutea und Entwicklung der Drüse eine Beziehung annimmt, wobei die Zellen der ersteren in diejenigen der letzteren übergehen (Fledermaus und andre Säuger). Vielleicht sind die Zellen der interstitiellen Ovarialdrüse auf eine Linie mit den sog. interstitiellen Zellen des Hodens zu stellen. Diese fehlen auch im Beutlerhoden nicht.

Es blieben aber bis jetzt nicht erklärte Unterschiede bestehen. Während nämlich die Hodenzellen regelmäßig angetroffen werden, ist die Ausbildung einer interstitiellen Ovarialdrüse eine Ausnahme; es sei denn, daß diese Zellen das eine Mal eine kompakte Masse bilden, ein anderes Mal aber im Ovarium zerstreut liegen. Ich habe die letztere Anordnung dieser Zellen, obwohl ich von vielen Ovarien Serienschnitte anfertigte, nicht angetroffen. Die Frage nach dem Wesen der Ovarialdrüse muß offen bleiben, bis ausgedehnte, vergleichende, mehrere Familien umfassende Untersuchungen die Entscheidung bringen.

Ausführungsgänge der Keimdrüsen.

a) Wolffscher Gang = Urnierengang.

Er lagert an der Lateralseite der Urniere, nimmt die aufeinanderfolgenden transversalen Kanälchen (32 bei *Macropus*) auf und verläuft schräg caudalwärts zum Sinus urogenitalis. Er mündet in der seitlichen Wandung des letzteren aus, etwas mehr dorsal als ventral. Die Wandstrecke zwischen beiden Einmündungsstellen ist bei den jüngsten Beuteljungen (*Halmaturus*, *Phalangista*) noch nicht konvex in das Lumen des Urogenitalsinus vorgebogen. Später münden die Urnierengänge nach der Bildung des Colliculus seminalis, auf der dorsalen Wandung des Urogenitalsinus aus; sie stimmen also in ihrem Verhalten mit den Urnierengängen der monodelphen Säuger überein.

b) Müllerscher Gang.

Bei den jüngsten mir zur Verfügung stehenden Beuteljungen ist der Müllersche Gang zwar angelegt, jedoch noch nicht völlig entwickelt. Die Keimdrüse zeigt, ebenso wie bei monodelphen Säugern, schon geschlechtliche Differenzierung, bevor der Müllersche Gang vollends entwickelt ist. Das Wachstum des Müllerschen Ganges scheint bei einigen Formen (Didelphyidae, Dasyuridae) sich unabhängig vom Wolffschen Gange zu vollziehen. Bei andern Formen, besonders bei Macropodinae sind, wie Fig. 3 zeigt, beide Gänge teilweise miteinander verschmolzen: der kleinere Müllersche Gang geht in das stark verdickte Epithel an der ventro-medialen Seite des Wolffschen Ganges über. Diese Bilder sprechen sehr für eine Abspaltung des unteren Endes des Müllerschen Ganges vom Wolffschen Gange; sie stimmen mit den Abbildungen von Querschnitten durch die Geschlechtsgänge von Selachierembryonen (*Scyllium*) sehr überein, bei denen der Müllersche Gang nach Balfours Untersuchungen sich durch Abspaltung vom Wolffschen Gange entwickelt.

Fig. 3.

Verhalten der Wolffschen und Müllerschen Gänge bei *Halmaturus thetidis*. ♂ 2,8 cm.

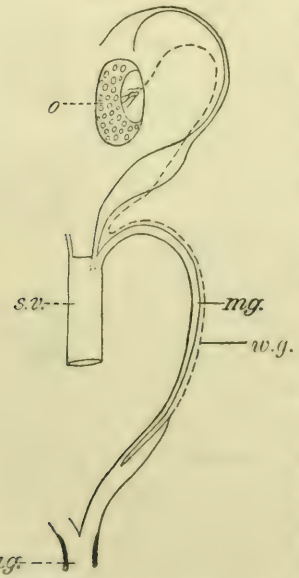
Es bestehen somit in der Bildungsweise des Müllerschen Ganges vielleicht bei verschiedenen Beutlergruppen Differenzen. Zweierlei ist jedoch hier noch zu bemerken, erstens, daß der Müllersche Gang bei Macropodinae niemals den Urogenital-Sinus erreicht, wodurch die genannte Beobachtung vielleicht als sekundäre Vereinigung ursprünglich getrennter Gänge anzusehen ist; zweitens, daß der Müllersche Gang auch unter den monodelphen Säugern bei nahe verwandten Arten, nach den Untersuchungen von Taalman Kip eine sehr verschiedene Genese haben, entweder durch Abspaltung vom Urnierengang oder selbständig auswachsen kann.

Eine besondere Besprechung erheischt das gegenseitige Verhalten von Wolffschen und Müllerschen Gängen in den meist caudalen Abschnitten, nahe den Einmündungsstellen in den Sinus urogenitalis.

Bei der Mehrzahl der Beutler findet sich Folgendes. Der Müllersche Gang liegt cranial lateral vom Wolffschen Gange; weiter nach unten tritt er an dessen ventrale Seite. Letztere Lage wird

bis kurz vor der Einmündung innegehalten. Hier beschreiben beide Gänge einen caudalwärts konvexen Bogen, um die hintere Wandung das Urogenital-Sinus zu erreichen. In diesem Verlaufe dreht sich der Wolffsche Gang spiralartig um den Müllerschen, liegt erst medial von ihm und mündet schließlich medio-cranial von ihm in den Sinus ein. Hierdurch wird die Topographie der Einmündungsostien ungefähr dieselbe wie bei *Echidna*, für welche Keibel die Ostien der Wolffschen Gänge medial und etwas caudal von denjenigen der Müllerschen Gänge zeichnet (l. c. Fig. 2). Bei den Macropodinae herrscht ein andrer Zustand. Hier lagern die Müllerschen Gänge zuerst lateral von den Wolffschen, kreuzen sie ventral und verlaufen dann an deren medialen Seiten weiter. Sie erreichen jedoch niemals die hintere Wandung des Sinus urogenitalis, sondern münden in den caudalen Teil des Wolffschen Ganges ein, (oder spalten sich nicht vollständig von ihnen ab). Hier besteht somit jederseits immer nur eine einzige Öffnung im Sinus urogenitalis für die verbundenen Wolffschen und Müllerschen Gänge.

Fig. 4.



Schema der Geschlechtsgänge beim weiblichen Beuteltier (*Macropus*). *o.* Ovarium; *m.g.* Müllerscher Gang; *w.g.* Wolffscher Gang; *s.v.* Sinus vaginalis; *s.u.g.* Sinus urogenitalis.

Differenzierung der Geschlechtsgänge.

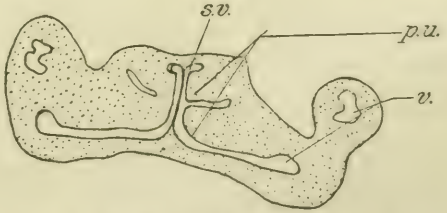
a) Weibliches Geschlecht (Fig. 4).

Der Müllersche Gang bildet sich weiter aus; der Wolffsche Gang fällt größtenteils der Reduction anheim. Bei allen Beutlern bleiben die Müllerschen Gänge in ganzer Länge getrennt. Nur die Geschlechtsstränge vereinigen sich während der Entwicklung, und zwar an der Stelle, wo sich später das craniale Ende des Sinus vaginalis findet. Ich hebe diese Tatsache besonders hervor. In Hertwigs Handbuche der Entwicklungsgeschichte findet sich nämlich auf S. 771, (Bd. III, Abt. II) folgende Angabe: »Bei den Marsupialiern verschmelzen die beiden Müllerschen Gänge an der Stelle, welche der oberen Grenze der späteren Vagina entspricht; v. d. Broek fand die Verschmelzung bei einem weiblichen Beuteljungen von *Phalangista* vollzogen.« Gleiches wird auf S. 781 ausge-

sagt. Ich muß hiergegen betonen, daß bei weiblichen Beutlern nur die Geschlechtsstränge sich eine kurze Strecke weit verbinden, die Müllerschen (und Wolffschen) Gänge hingegen immer getrennt bleiben. Am erwachsenen Geschlechtsapparat sind drei Teile des Müllerschen Ganges zu unterscheiden, nämlich Tuba, Uterus und Vagina samt Sinus vaginalis.

Das craniale Ende des Müllerschen Ganges wird zu der geschlängelt verlaufenden Tuba Falloppii; sie ist am abdominalen Ende mit reichlichen Fimbrien ausgestattet. Die Wandung ist mit einem Flimmerepithel bekleidet. Hier und da kommen kleine epitheliale Einstülpungen vor; es ist schwer zu sagen, ob sie als Drüsen aufzufassen seien. Die Tuba geht ohne scharfe äußerliche Grenze allmählich in den Uterus über. Beide Uteri bleiben bei allen Beutlern getrennt, obwohl Unterschiede in der Topographie vorkommen. Bei Didelphiden, Dasyuridae, Phascolomidae bleiben beide Uteri weit voneinander entfernt, bei Macropodinae sind sie teilweise aneinandergelagert, obwohl ein jeder Schlauch seine eigene Wandung beibehält. Die Muskelwandung der Uteri besteht, worin ich Hill beistimme, ausschließlich aus circulär verlaufenden Fasern. Hierin zeigen die Beutler einen primitiven Zustand; denn aus den Untersuchungen Sobottas ist hervorgegangen, daß die circuläre Muskelschicht um die Müllerschen Gänge die ursprüngliche ist. Im Uterus der Beutler entwickeln sich sehr reichlich tubuläre Drüsen, welche stark geschlängelt verlaufen und sich beim erwachsenen Tiere bis gegen die Muskelwandung ausdehnen. Ich habe kein Material von trächtigen Beutlern untersuchen können, kann daher über die Veränderungen, welche die Drüsen während der Schwangerschaft eingehen, nichts aussagen und verweise dafür auf die ausgedehnten Untersuchungen von Hill. Sehr scharf ist der Übergang zwischen Uterus und Vagina. Am Übergange bildet sich eine, in das Lumen hervorragende Papille, Papilla uteri, aus. Die Entstehung dieser Papilla uteri hat man sich durch eine excessive Entwicklung des oberen Teiles des Sinus vaginalis vorzustellen. Wie Fig. 5 lehrt, entwickelt sich der Sinus vaginalis ventralwärts, wo er in die Vagina übergeht, sowie dorsal-

Fig. 5.



Anlage der Papilla uteri bei *Halmaturus*. ♀ 14 cm. *p.u.* Papilla uteri; *v.* Vagina.

wärts. Durch die Ausdehnung nach der dorsalen Seite wird allmählich eine Papilla uteri aus dem Bindegewebe des Geschlechtsstranges herausgebildet. Mit feinem Ostium mündet dann der Uterus in das Lumen der Vagina (Sinus vaginalis). Stimmen die verschiedenen Beutlerformen soweit ziemlich miteinander überein; es bestehen größere Unterschiede in der Differenzierungsweise des dritten Teiles des MÜLLERschen Ganges, welcher die Anlage von Vagina (lateralis) und Sinus vaginalis darstellt.

Verfolgt man die MÜLLERschen Gänge in einem Stadium der Ontogenie, wo noch keine Differenzierung aufgetreten ist, dann erblickt man Folgendes. Beide Gänge verlaufen zuerst schräg caudal- und etwas medialwärts. Plötzlich biegen sie horizontal medialwärts und zugleich ventralwärts ab und nähern sich bis auf kurzen Abstand. Jetzt teilt sich jeder MÜLLERsche Gang in zwei Kanäle. Aus der medialen Wandung setzt sich gerade nach unten ein Kanal fort, der, dem anderseitigen dicht angeschlossen, die Anlage des Sinus vaginalis vorstellt. Der laterale Teil biegt lateralwärts um und verläuft bogenförmig caudalwärts; er stellt die Anlage der Vagina vor.

Bei den verschiedenen Beutlerspecies kommen nun besondere Differenzierungen vor, welche kurz erwähnt zu werden verdienen.

Bei Didelphiden bleiben die beiden Anlagen des Sinus vaginalis zeitlebens vollkommen voneinander getrennt und durchbrechen niemals die Wandung des Sinus urogenitalis.

Das Lumen der Vagina besitzt in ihrem Verlaufe eine doppelte Knickung. Die Vagina biegt zuerst median- und cranialwärts um, um unmittelbar darauf abermals umzubiegen und den ursprünglichen Verlauf fortzusetzen. Beide Vaginae münden getrennt in den Sinus urogenitalis. Diese doppelte Knickung hat eine besondere genetische Bedeutung. Oben erwähnte ich die Spiraltour, welche der WOLFFsche Gang um den meist caudalen Teil des MÜLLERschen Ganges kurz vor der Einmündung beider Gänge in den Sinus urogenitalis beschreibt. Der Verlauf des Lumens der Vagina von *Didelphys* hat nun höchstwahrscheinlich darin seinen Grund, daß der meist caudale Abschnitt dieses Kanales nicht aus dem MÜLLERschen, sondern, wenigstens größtenteils, aus dem WOLFFschen Gange hervorgeht. Man braucht nur die beiden Teile der Vagina zu verlängern, um den ursprünglichen Verlauf beider Gänge herzustellen. Daß der caudalste Teil der Vagina der Didelphiden aus dem WOLFFschen Gange entsteht, ist nicht auffallend, denn dasselbe vollzieht sich

bei andern Formen. Bei *Dasyurus* münden in jungen Stadien (36mm) die beiden Gänge in der erwähnten Lagerung gesondert ein; später verschmelzen die caudalen Enden zu einem Gange, so daß auch hier der Wolffsche Gang an der Bildung der Vagina teilnimmt.

Bei Dasyuridae bleiben die beiden Anlagen des Sinus vaginalis getrennt; nur während des Geburtsaktes wird das Gewebe zwischen Sinus vaginalis und Urogenital-Kanal durchrissen, und es entsteht wie bei *Perameles* ein zeitweiliger Durchgang für die Jungen (Hill). Bei Macropodinae münden, wie wir sahen, die Müllerschen Gänge an der medialen Seite in die Wolffschen Gänge. Im erwachsenen Zustande deutet ein Ostium in der Vagina die Verbindungsstelle beider Gänge an.

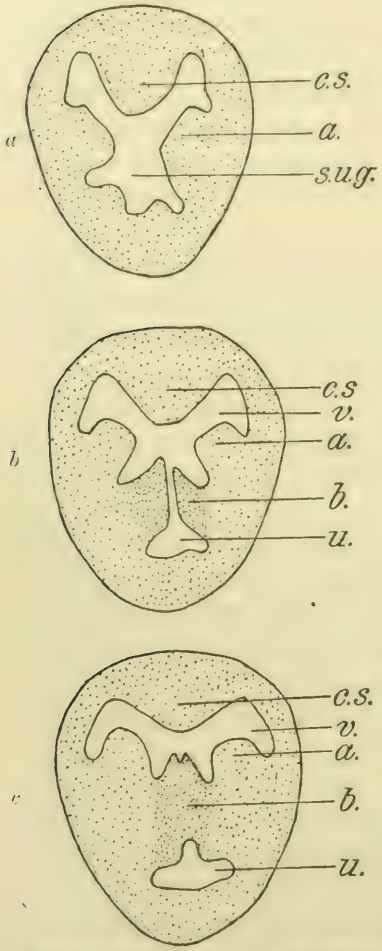
Es ist auffallend, wie schon während der Ontogenie die Entwicklung des Sinus vaginalis bei Macropodinae über die Entwicklung der Vagina überwiegt. Während ersterer bereits ein doppelter Kanal mit gut ausgeprägter Wandung und großem Lumen ist, wird letztere noch durch einen epithelialen Strang mit sehr kleinem Lumen dargestellt. Bekanntlich verschmelzen die beiden Kanäle zu einem einzigen und bricht später der Sinus vaginalis in den Urogenital-Kanal durch und übernimmt die Funktion der Vagina als Geburtskanal.

Weiterhin tritt bei dieser Gruppe noch eine kurze einfache Vagina auf (Fig. 2). Ist diese nun ein Produkt der Verbindung der caudalen Enden beider anfangs getrennter Vaginae, oder ist sie ein Produkt der Aufteilung des einheitlichen Sinus urogenitalis in Urethra und Vagina? Diese Frage wurde schon bei der Beschreibung der Unterschiede der Urethra bei Macropodinae und andern Beutlerformen gestellt.

Ältere Entwicklungsstadien lehren, daß der Sinus urogenitalis sich bei Macropodinae in zwei Teile, ventral die Urethra, dorsal die Vagina communis scheidet; der weitaus größte Teil des Lumens wird dabei zur Vagina; Fig. 6*a—c* erläutert das Gesagte. Sie stellt drei Querschnitte durch den Urogenital-Sinus von einem *Halmaturus*-Beuteljungen von 14 cm dar, Fig. 6*a* gibt den meist caudalen der drei Schnitte wieder. Auf diesem Schnitte erblickt man das Lumen des Urogenital-Sinus. Die dorsale Wandung biegt konvex in das Lumen des Sinus hinein. Diese Wandpartie ist vielleicht dem Colliculus seminalis im männlichen Geschlechte homolog. Ich mache noch auf die zwei, von der seitlichen Wandung in das Lumen hineinragenden Schleimhautfalten *a* aufmerksam. Einige Schnitte höher ändert sich das Bild. Es ragen, abgesehen vom dorsalen

Wulst (*c. s.*), von der seitlichen Wandung jederseits zwei Falten in das Lumen hinein (*a* und *b*). Die meist ventralen Falten (*b*) nähern sich bis auf kurzen Abstand und teilen den Sinus bereits in einen großen dorsalen und einen viel kleineren ventralen Abschnitt. Noch höher hinauf verbinden sich diese zwei Falten *b* miteinander und teilen den Sinus völlig in Vagina (*v*) und Urethra (*u*). An den zwei kleinen Vorragungen auf der ventralen Vaginalwandung sowie an der Form des Lumens der Urethra sind die zwei Falten *b* noch zu erkennen. Vagina und Urethra sind noch durch den einheitlichen M. circularis urethrae umgeben. Die Urethra der Macropodinae ist also nicht der kurzen Urethra der übrigen Beutler homolog, sondern teilweise eine Neubildung, entstanden durch die Aufteilung des Sinus urogenitlis. Gleichfalls ist die Vagina communis der Macropodinae als eine Neubildung aufzufassen.

Fig. 6 *a—c.*



Querschnitte durch den Urogenital-Tractus von *Halmaturus*. ♀ 14 cm.
s.u.g. Sinus urogenitalis; *a.* Schleimhautfalte; *b.* Falte, welche die Trennung in Vagina (*v*) und Urethra (*u*) zustande bringt; *c.s.* dorsaler Wandteil, welcher in das Lumen hineinragt.

Diese Aufteilung des Sinus urogenitalis in Vagina (Canalis genitalis) und Urethra bei Macropodinae bildet den Anfang des Weges zur höheren Differenzierung der Abführwege im weiblichen Geschlechte, wie wir sie bei den meisten monodelphen Säugern als Vagina und als die höher oder tiefer in letzterer ausmündende Urethra antreffen. Bekanntlich ist die Genese der Vagina von monodelphen Säugern noch immer ein strittiger Punkt. Die Mehrzahl der Forscher erblickt in der Vagina ausschießlich ein Produkt der Müllerschen Gänge. Andre Autoren betrachten die Vagina als differenzierten Teil des Sinus urogenitalis (Müller, Valentin, Rathke). Nach

Retterer und Pozzi, welchen sich für die Primaten in verschiedenen Hinsichten Bolk anschließt, ist die Vagina ein Produkt des Sinus urogenitalis, ebenso wie die weibliche Urethra. Der Differenzierungsprozeß soll so vor sich gehen, daß auf den Seitenwänden des Sinus urogenitalis zwei longitudinale Leisten sich erheben, sich entgegenwachsen und ein frontal gestelltes Septum bilden (Septum urethrovaginalis).

Eine dritte Gruppe von Forschern glaubt eine Beteiligung des Wolffschen Ganges am Aufbaue der Vagina annehmen zu müssen (Tourneux et Legay, Berry Hart, Kempe). Berry Hart sagt über die Vagina: »The upper two thirds of the vagina are derived from the ducts of Müller«; »the lower third is due to the coalescence of the upper portion of the uro-genital-Sinus and the lower ends of the Wolffian duct« (l. c. S. 344). Dieser Autor beruft sich auf die Anatomie der Genitalorgane von den Macropodinae und läßt bei diesen die Vagina (lateralis) aus dem Wollfschen Gange hervorgehen, was aber den Tatsachen, wie meine früheren Untersuchungen beweisen, nicht entspricht. Nur der meist caudale Abschnitt der Vagina der Macropodinae ist vom Wolffschen Gang herzuleiten.

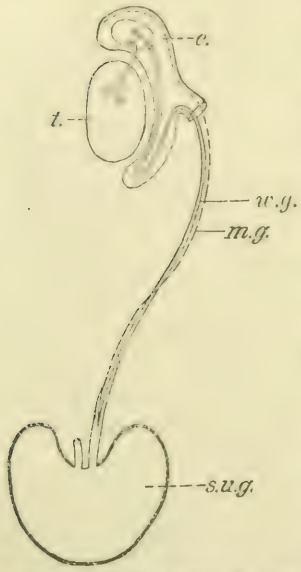
Auf Grund des Studiums der einschlägigen Literatur sowie von Schnittserien durch Embryonen verschiedener Säugetier-Species schließe ich mich jenen Autoren an, welche die Vagina wenigstens teilweise als Teilungsprodukt des Sinus urogenitalis betrachten und durch das Zusammenwachsen zweier Falten der seitlichen Urogenitalwandung (Plica septalis von Bolk) entstanden denken. Die Vagina communis der Macropodinae ist dann der Vagina (teilweise?) der monodelphen Säuger homolog. Bei diesen Beutlern ist die Aufteilung des Sinus urogenitalis erst wenig weit fortgeschritten; bei höheren monodelphen Säugern, besonders den Primaten, ist sie schon viel weiter ausgedehnt. Den höchsten Grad erreicht sie bei den Säugern mit durchbohrter Clitoris (Prosimiae, zahlreiche Rodentia, *Talpa*, *Sorex*). Hier ist eine vollständige Trennung von Urethra und Canalis urogenitalis (besser Vagina, bezw. Can. genitalis) erreicht, und es besteht nicht ein einfaches Perineum, sondern ein zweifaches: eines zwischen Rectum und Sinus urogenitalis, ein zweites mit ähnlicher Genese zwischen Vagina und Urethra.

b) Männliches Geschlecht (Fig. 7).

Der Wolffsche Gang bildet sich zum Ductus deferens aus, und der Müllersche Gang fällt größtenteils der Reduction anheim.

Man kann am Wolffschen Gange drei Abschnitte unterscheiden, 1. den Verbindungskanal (bzw. Kanäle) zwischen Hoden und Nebenhoden, 2. den im Nebenhoden verlaufenden Teil und 3. den Ductus deferens zwischen Nebenhoden und Einmündung in den Urogenital-Kanal.

Fig. 7.



Schema der Geschlechtsgänge beim männlichen Beuteltier (*Macropus*). *t* Testikel; *e.* Epididymis; *w.g.* Wolffscher Gang; *m.g.* Müllerscher Gang; *s.u.g* Sinus urogenitalis.

Zur bestimmten Zeit wächst der Wolffsche Gang in der Urniere cranialwärts aus und gelangt durch das Mesorchium, in bogenförmigem Verlaufe zum Testikel. Eingedrungen in denselben, verteilt er sich in zwei kurze Zweige, in welchen die Anlagen der Hodenkanälchen radiär sich einsenken. In diesem Stadium besteht also die Verbindung zwischen Hoden und späteren Nebenhoden in einem einzigen, vom Wolffschen Gange ableitbaren Kanale. Es ist hervorzuheben, daß Urnierenkanälchen bei Beutlern in den Hoden nicht hineinwachsen. Ziemlich lange bleibt zwischen Hoden und Nebenhoden ein einziger Verbindungskanal bestehen. Erst später differenziert sich dieser zu einem Komplex von mehreren Kanälchen (*Phascolomys*, Macropodinae).

Im Nebenhoden spielt sich ein sehr interessanter Vorgang ab. Die Nebenhodenkanälchen fallen in cranio-caudaler Richtung der Reduction anheim und gehen vollständig zugrunde. In einem bestimmten Stadium findet sich dann in der Epididymis nur noch der stark verlängerte und geschlängelt verlaufende Wolffsche Gang vor (*Dasyurus viverrinus*, 53 mm). Später tritt im Verlaufe des Ganges ein bipolares Wundernetz von Kanälchen auf, welche die Epididymiskanälchen darstellen (*Didelphys*, *Dasyurus*, Macropodinae). Nach und nach dehnt sich das Gebiet dieser Kanälchen aus und nimmt im entwickelten Nebenhoden hauptsächlich dessen Kopf ein. Die Spaltung des ursprünglich einfachen Kanales kann sich auch auf die Verbindungsstrecke zwischen Hoden und Nebenhoden ausdehnen (*Phascolomys*, Macropodinae). Hieraus geht hervor, daß die Epididymiskanälchen in der Kontinuität des Wolffschen Ganges entstehen und vollkommen unabhängig von den Urnierenkanälchen auftreten. Die ersten Nebenhodenkanälchen werden erst

sichtbar, nachdem die Urniere gänzlich verschwunden ist. Ich habe früher diesen Teil des Ductus epididymidis als Pars conglomerata unterschieden. Nebenhoden und Verbindungsabschnitt zwischen ihm und Hoden sind also nicht dem Caput epididymis und Rete testis von andern Säugetieren homolog, welche, der gewöhnlichen Auffassung nach, von Urnierenkanälchen abstammen. Ich habe für das von andern Säugern und auch von niederen Wirbeltieren so völlig abweichende Verhalten in der Genese der Nebenhodenkanälchen bei Marsupialiern keine befriedigende Erklärung finden können. Die lange dauernde Funktion der Urniere wird wohl schwerlich als ursächliches Moment angeführt werden können, da, wie erwähnt, der Differenzierungsprozeß im Wolffschen Gange erst nach dem Schwunde der Urnierenkanälchen beginnt. Wie sich in dieser Hinsicht die Monotremen verhalten, ist, so viel ich weiß, unbekannt. Der dritte Teil des Wolffschen Ganges wird zum Ductus epididymidis und Ductus deferens. Er verläuft erst stark geschlängelt im Nebenhoden und tritt dann in den Funiculus spermaticus. Die Schlängelungen nehmen allmählich ab, und schließlich verläuft der Samenleiter gestreckt. Am Annulus inguinalis internus biegt er medianwärts ab und begibt sich zur dorsalen Wand des Sinus urogenitalis, durchbohrt diese in schräger Richtung und mündet in verschiedener Weise aus.

Bei sämtlichen untersuchten Beutlern verbindet sich der Endabschnitt des Wolffschen Ganges mit dem caudalsten Teil des Müllerschen Ganges. Caudales Ende von Ductus deferens und Vagina (lateralis) sind einander somit völlig homolog.

Durch diese Verbindung beider Gänge kann selbstverständlich bei Beutlern keine Vagina masculina (bzw. Sinus pocularis) bestehen, wie sie von Young bei *Phascolarctos* angegeben worden ist.

Reste des Müllerschen Ganges trifft man bei Beutlern nur selten. Eine ungestielte Hydatide beobachtete ich nur auf den Testikeln von *Dasyurus macrourus*.

Bei Beuteljungen fand ich öfters am Rande des Nebenhodens den persistierenden Müllerschen Gang. Bei *Dasyurus* von 53 mm war er selbst sehr lang und mit einem Ostium abdominale versehen. Später scheint er zugrunde zu gehen; ich vermißte die Reste im erwachsenen Nebenhoden.

Eine Paradidymis, und Ductus aberrantes, habe ich mit Sicherheit nicht nachweisen können.

Der Ductus deferens bleibt bei Beutlern sehr einfach. An ihm bilden sich keine Drüsen oder Vesiculae seminales aus.

Canalis urogenitalis.

a) Weibliches Geschlecht.

Zwei Abschnitte sind an ihm zu unterscheiden: 1. der Teil oberhalb der Drüsengänge, welche die Homologa der Cowperschen Drüsen sind, 2. der Teil zwischen den Einmündungsstellen dieser Gänge und der äußeren Öffnung. Die craniale Hälfte gestaltet sich verschieden, je nachdem die Vaginae getrennt bleiben (Didelphiden, Dasyuridae, *Phascolomys*, Phalangerinae), oder ob eine Vagina communis besteht. Im ersteren Falle (vgl. Fig. 1 von *Trichosurus vulpecula*) besteht fast völlige Übereinstimmung mit dem männlichen Geschlechtsapparate. Wie wir gesehen haben, werden die unteren Enden der Vaginae hauptsächlich von den Wolffschen Gängen gebildet, und diese durchbrechen mit zwei runden und ziemlich großen Ostien die hintere Wandung des Urogenital-Kanales. Zwischen beiden Ostien ragt eine hohe Schleimhautfalte, das Homologon des Colliculus seminalis, in das Lumen hinein. Dieses setzt sich nach oben in das Gebiet des Trigonum Lieutaudi fort.

Der einzige Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Geschlechtsapparat besteht in der Anwesenheit der Urethraldrüsen beim Männchen, während sie beim Weibchen fehlen.

Caudalwärts behält der Tractus urogenitalis ungefähr dasselbe Lumen bis zum Gebiete der obengenannten Drüsenstränge. Anders gestaltet sich die craniale Hälfte des Urogenital-Kanales bei Macropodinae. Wie erwähnt, teilt sich der Urogenital-Sinus bei ihnen im oberen Teile in Urethra und Vagina. In das Gewebe des Septum urethro-vaginale wächst dann der Sinus vaginalis caudalwärts ein, bis er schließlich dessen unteren Rand erreicht und in den Sinus urogenitalis durchbricht. Diese Verhältnisse sind am leichtesten an einem Medianschnitt durch den weiblichen Geschlechtsapparat zu übersehen, wie Fig. 2 ihn von *Halmaturus ualabatus* gibt.

Das obere Ende des Sinus urogenitalis gestaltet sich dann so, daß auf einem ventralen Schleimhautwulst hintereinander die Ostien von Urethra und Sinus vaginalis sichtbar sind, indem sich das Lumen selbst in die Vagina communis fortzusetzen scheint. Weiter caudal wird die ventrale Schleimhautfalte allmählich niedriger und verschwindet bald gänzlich.

Unmittelbar oberhalb der Mündung des Urogenital-Kanales auf der Körperoberfläche münden auf der lateralen Wandung zwei Blindkanäle (bzw. Zellstränge) aus, welche den Cowperschen

Drüsen des männlichen Geschlechtes homolog sind. Caudal von diesen Gebilden ist der Urogenital-Kanal doppelter Natur, nämlich teilweise entodermal, vom entodermalen Sinus urogenitalis ableitbar, teilweise ectodermal und das Produkt vom Ectodäum.

Der entodermale Sinus urogenitalis setzt sich nämlich als epitheliale Doppellamelle in die Clitoris fort. Das die Clitoris umgebende Lumen ist das Produkt des Ectodäums. Bei erwachsenen Formen trennt sich die Clitoris in zwei Hälften (Didelphiden), oder es gestaltet sich die Lamelle zu einer Furche auf der Clitoris (Phascolarctidae). Bei *Perameles* wird sie zu zwei, die Clitoris durchsetzenden Epithelsträngen (Hill), bei Macropodinae scheint sie als Doppellamelle bestehen zu bleiben.

b) Männliches Geschlecht.

Am besten teilt man auch hier den Urogenital-Kanal in zwei Abschnitte ein, nämlich 1. in den Teil von den Einmündungsstellen der Ductus deferentes bis zu den Ostien der Cowperschen Drüsen und 2. in den Teil von dieser letzten Stelle an bis zum Ostium externum. Die craniale Hälfte ist vom Urodäum (entodermale Cloake) abzuleiten; sie ist ganz entodermaler Natur. In ihrer Wandung entwickeln sich zusammengesetzte tubulöse Drüsen, Gl. urethrales. Sie sind am stärksten im cranialen Ende des Traktus ausgebildet; caudalwärts nehmen sie fortwährend an Mächtigkeit ab und sind kurz oberhalb der Ostien der Cowperschen Drüsen geschwunden. Sie treten erst ziemlich spät auf.

Das Drüsenlager wird an der Außenseite umkleidet von einer dünnen Schicht circulärer, glatter Muskulatur, M. circularis urethrae. Außerdem kommt bei *Perameles* nach Oudemans im obersten Teile auch quergestreifte Muskulatur vor.

Bei *Macropus* fand ich im obersten Teile des Urogenital-Kanales eine Prostata. Die obere Hälfte des Urogenital-Kanales verläuft meistens gestreckt hinter der Symphyse. Bei Didelphiden wächst sie sehr stark in die Länge und bekommt dabei eine spiralige Drehung in der Mitte des Verlaufes. In dem obersten Teile des Lumens bildet sich, wie es ausführlich beschrieben wurde, bei vielen Formen ein Colliculus seminalis aus. Diese Vorragung auf der dorsalen Urogenitalis-Wandung entsteht vollkommen unabhängig von den Müllerschen Gängen und darf vielleicht als Kennzeichen aller Säuger, außer den Monotremen, betrachtet werden. Ob ein Konnex zwischen

Samenhügel und Harnentleerung oder Ejaculation besteht, ist noch nicht ausgemacht. Caudal von den Einmündungen der Cowperschen Drüsen ist der Urogenital-Kanal doppelter Herkunft, teils entodermaler, teils ectodermaler Natur.

Das Urodäum setzt sich in Form einer Doppellamelle, Uralplatte s. Phallusleiste, in den Phallus fort. Diese entodermale Phallusleiste trägt bei verschiedenen Beutlerspecies in verschiedener Weise zum Aufbau der caudalen Hälfte des Urogenital-Kanales bei. Dazu kommt als ectodermaler Teil ein Kanal, der sich aus der Zusammenfügung zweier Falten der seitlichen Ectodäumwandung (ectodermale Cloake) bildet und sich dem entodermalen Teile in verschiedener Ausdehnung anfügt. Im speziellen Teile habe ich ausführlich die Genese dieses Abschnittes des Urogenital-Kanales auseinandergesetzt. An der Hand der hier beigefügten Schemata werde ich kurz rekapitulieren und mit *Echidna*, sowie monodelphen Säugern Vergleiche ziehen.

Bei *Echidna* bestehen caudal von den Cowperschen Drüsen zwei Kanäle, die entodermale Samenröhre, vom Urodäum ableitbar, und die ectodermale Harnröhre, ein Produkt des Ectodäums. An *Echidna* schließt sich zunächst *Perameles* an (Fig. 30 des vorigen Teiles). Bei ihm haben sich die beiden Kanäle teilweise zu einem einzigen Gange verbunden; zum Teil verlaufen sie wie bei *Echidna* getrennt.

Die Didelphiden schließen sich an. Bei ihnen haben sich beide Kanäle eine größere Strecke weit aneinandergelegt, wodurch das Ostium der (ectodermalen) Harnröhre von dem Ectodäum nach der Penistasche sich verlegt hat. Die Samenröhre setzt sich auf die frei hervorragenden Penisspitzen in Form zweier Rinnen fort (ibid Fig. 36). Bei Macropodinae haben sich die zwei Kanäle gänzlich zu einer Samenharnröhre zusammengefügt.

Sobald beim Beuteljungen ein kurzer Urogenital-Kanal durch das Zusammenwachsen der beiden Ectodäumfalten entstanden ist, wächst er stark in die Länge. Durch dieses Längenwachstum wird die Phallusleiste zur Penisspitze verlagert. Beim *Halmaturus*-Beuteljungen von 19 cm findet man denn auch die Phallusleiste hauptsächlich in dem Teil des Penis, der noch frei über das Ostium externum des Urogenital-Kanales hervorragt. Die Wandbeschaffenheit dieses Traktus ist, wie Querschnitte lehren, größtenteils ectodermaler Natur; das (entodermale) Produkt der Phallusleiste nimmt nur die ventrale Wandstrecke ein (vgl. Fig. 42).

Anscheinend geht der in der frei hervorragenden Penisspitze gelagerte Teil der Phallusleiste teilweise zugrunde. Ich fand von ihm im Penisanhang, der bei Macropodinae über das Ostium externum des Urogenital-Kanales hervorragt, nichts mehr vor. Vergleichen wir jetzt die Beutler mit placentalen Säugern. Für die Genese des Urogenital-Kanales von placentalen Säugetieren liegen aus den letzten Jahren mehrere Untersuchungen von Schülern Fleischmanns vor. Für Fleischmann ist der Urogenital-Kanal der Säuger wesentlich entodermaler Natur. In der Zusammenfassung seiner diesbezüglichen Arbeiten sagt er (l. c. S. 371): »In direkter Abhängigkeit von der Lage des Phallus erfährt das Urodäum wichtige Formveränderungen. Nachdem das Analrohr abgetrennt ist, differenziert sich das Urodäum als kanalartiges Gebilde (Canalis urogenitalis) mit einem unter dem Rectum liegenden Abschnitte, der am Trigonum Lieutaudii sich zur Harnblase erweitert, und einem rechtwinkelig dazu abgebogenen Dammschenkel, welcher unter der Dammfläche gegen den Phallus zieht und an der epithelialen Uralplatte (Phallusleiste) endet.«

Was die Uralplatte betrifft, so geht aus den Figuren hervor, daß sie hauptsächlich zur Penisspitze verlagert wird. Über ihr Schicksal während der Entwicklung ist Folgendes zu bemerken. Beim Schafe wird nach Böhm (l. c. S. 293) »die Uralplatte (Phallusleiste) allmählich einer Reduction unterworfen«. Besondere Erwähnung verdient, daß der sog. Processus glandis nicht die Uralplatte trägt, sondern seitlich davon entsteht (vgl. Fig. 42—44 der Arbeit von Böhm), und zwar als höckerartiger Wulst auf der linken Seite des Phallusgipfels. In welcher Weise sich das Lumen des Urogenital-Kanales in diesen Processus glandis verlegt, ist mir aus der Beschreibung nicht klar geworden. Dieser Processus glandis kann dem am Penis der Macropodinae noch frei über das Ostium des Urogenital-Kanales hervorragenden Processus nicht homolog sein; denn dieser stellt die Spitze des ganzen Phallus dar.

Bei *Cavia cobaya* nimmt nach Grubers Untersuchungen die Phallusleiste anscheinend keinen Anteil an der Bildung des Urogenital-Kanales (l. c. S. 15). Eine Reduction der Phallusleiste kommt, wie Dürbeck ausführt, beim Schweine zustande. Auch bei der Katze vermutet der Autor eine Rückbildung des Phallusgipfels mit der darin gelagerten Phallusleiste (l. c. S. 55). In seiner zusammenfassenden Übersicht über das Schicksal der Uralplatte (l. c. S. 588) sagt Fleischmann: »Denn die Uralplatte verwandelt sich entgegen der

herrschenden Meinung eben nicht in eine Rinne. Sie erreicht sehr bald ihre größte Längenausdehnung und geht allmählich in die epitheliale Umkleidung des Orificium urethrae nahe der Eichelspitze über.«

Meine Befunde bei Beutlern weichen in zwei Hinsichten von den Resultaten Fleischmanns bei placentalen Säugern ab. Erstens ist meiner Ansicht nach der Urogenital-Kanal bei den Beutlern caudal von den Cowperschen Drüsen gemischter Natur; er ist nach Fleischmann bei Säugern ausschließlich entodermal. Zweitens trägt die Phallusleiste bei Beutlern wesentlich zum Aufbau der Wandung des Urogenital-Kanales bei. Es bilden sich zwei in der Medianlinie zusammenwachsende ectodermale Falten, welche zur Verlagerung des Ostiums des Urogenital-Kanales bis zur Penisspitze hin beitragen. Nach Fleischmann wächst dagegen der Urogenital-Kanal von sich aus in die Länge (l. c. S. 588).

Aus eigenen Untersuchungen habe ich kein Urteil über die Vorgänge bei der Bildung des Urogenital-Kanales der meisten placentalen Säugetiere gewonnen; ich kann also die angegebenen Differenzen zwischen unsern Ergebnissen bei Beutlern und placentalen Säugern nicht beseitigen. Hingegen habe ich die Genese des Urogenital-Kanales beim Menschen ausführlich untersucht. Auf Grund meiner vor kurzem veröffentlichten Beobachtungen schließe ich mich der sog. Faltenhypothese an. Beim Menschen ist der Urogenital-Kanal caudal von den Cowperschen Drüsen gemischter Natur, sowohl entodermal (von der Phallusleiste ableitbar) als auch ectodermal. Die zwei Lamellen der Phallusleiste weichen bei ihm während der Entwicklung auseinander und tragen zur Begrenzung einer Geschlechtsrinne bei. Außerdem beteiligt sich ein Teil der ectodermalen Penisoberfläche an der Begrenzung der Geschlechtsrinne. Durch Verwachsung der mit Ectoderm bekleideten Ränder kommt der Schluß des Urogenital-Kanales zustande. So ist der Urogenital-Kanal auch beim Menschen in gleicher Weise wie bei den Beutlern durch eine gemischte Zusammensetzung zu einer Samenharnröhre geworden.

Copulationsorgane.

a) Weibliches Geschlecht.

Der Phallus tritt wie beim Männchen als Vorragung auf der oralen Wand des das Ectodäum umgebenden Ringwalles auf. Später wird die aus ihm entstandene Clitoris in das Gebiet des Urogenital-

Traktus durch Vergrößerung des Ectodäums einbezogen, welches den Phallushöcker (Clitoris) umwächst. Man findet letzteren immer der vorderen Wand des Sinus urogenitalis angelagert. Außerdem tritt eine Clitorislamelle auf, welche, als epitheliale Doppelbildung in die Tiefe eindringend, die Clitoris von ihrer Umgebung abhebt. Die Lamelle zeigt in der Form große Übereinstimmung mit der Glandarlamelle, wie ich es für *Phascolarctos* früher besprochen habe. Lösen sich beide Blätter der Clitorislamelle, so kommt die Clitoris, größtenteils frei hervorragend, in das untere Ende des Urogenital-Sinus zu liegen. Ein weiteres Merkmal der Beutlerclitoris besteht darin, daß die beiden Blätter der Phallusleiste auseinanderweichen und dadurch auf der Oberfläche der Clitoris eine Furche erzeugen (Phascolarctidae, *Hypsiprymnus*). Hierdurch wird der caudale Teil des weiblichen Urogenital-Traktus eine dem männlichen Kanale vollkommen homologe Bildung. Beide sind ectodermaler Herkunft, soweit sie von der Aufteilung des Ectodäums herrühren, entodermaler Natur, soweit sie der Phallusleiste die Entstehung verdanken.

Bei Didelphiden spaltet sich die Clitoris in zwei Hälften, welche mit den getrennten Penisspitzen übereinstimmen. Die Clitoris der Peramelidae ist nach Hills Untersuchungen durch den Besitz zweier Epithelstränge gekennzeichnet, wodurch auch in diesem Geschlechte Clitoris und Penis übereinstimmen. Sie bleibt bei den Macropodinae ungespalten, und die Phallusleiste bildet sich nicht zu einer Furche aus.

Über das Verhältnis des weiblichen Urogenital-Traktus der Beutler zum Penis vergleiche man die vorangehende Arbeit.

b) Männliches Geschlecht.

Bei der systematischen Darstellung der äußeren Geschlechtsorgane hatte ich Gelegenheit, die Form des Beutlerpenis bei den verschiedenen Species zu beschreiben. Hier werde ich eine Vergleichung der Copulationsorgane der Beutler mit denen der Monotremen und niederen Wirbeltiere, sowie mit denen der placentalen Säuger geben, zugleich aber auch einiges über die Frage nach Vorkommen und Wesen der Glans penis bringen.

Bau der Copulationsorgane der Reptilien. Ich übergehe die paarigen Copulationsorgane der Eidechsen und Schlangen; über ihr Verhalten dem unpaaren Copulationsorgane der Schildkröten und Krokodile sowie der Mammalier gegenüber finden sich wertvolle Angaben in der Arbeit von Gerhardt.

Die Samenrinne der Schildkröten Taf. VII, Schema 1) ist nach den

Beschreibungen von Hellmuth und Schmidtgen als ein Produkt der ventralen Wandung des Urodäums aufzufassen. Sie beginnt an der Stelle, wo die Corpora fibrosa miteinander verwachsen oder doch so weit sich genähert haben, daß sie dicht nebeneinander verlaufen. Sie gelangt bei keiner der von Schmidtgen untersuchten Arten bis zur Spitze, endet stets etwas vor derselben, und zwar mit Ausnahme von *Trionyx ferox* an der vorderen Basis eines halbkreisförmigen Wulstes.

Es scheint mir nicht bewiesen zu sein, daß die paarigen Höckerchen, welche Hellmuth bei *Emys lutaria* als Phallusanlage ohne Beteiligung der ventralen Wand des Urodäums und als Produkt der oralen Afterlippe beschreibt, wirklich ausschließlich den Phallus vorstellen. Es besteht die Möglichkeit, daß diese Höckerchen, welche während der Embryonalzeit wenig Wachstumsenergie zeigen, diejenigen Fortsätze des Penis sind, welche Gerhardt beim Begattungsorgane von *Thallassochelys* beschreibt. Bei letzterem liegt zwischen beiden Höckern eine seichte Rinne, was auch Hellmuth angibt; sie hat jedoch mit der Samenrinne nichts zu tun. Die Schwellkörper bestehen aus einem einfachen oder doppelten Corpus fibrosum; es umgibt die Samenrinne halbkreisförmig. Cavernöses Gewebe liegt an den Peniswurzeln und am hinteren Ende. Beide Abschnitte der Schwellkörper sind durch einen venösen Hohlraum verbunden. Bei *Thallassochelys caretta* durchsetzt das cavernöse Gewebe den Penis im ganzen Verlaufe. Es erstreckt sich am Penisende auch zwischen Corpus fibrosum und die den Penis überziehende Schleimhaut.

Der ganze Penis liegt nach Schmidtgen bei den meisten Schildkröten in der ventralen Urodäumwand. Nur bei *Testudo*, *Niconia* und *Trionyx* besitzt er ein freies Ende, das bei den ersten zwei in einer freien Spitze, bei der letzten Form in fünf Zipfel ausläuft. Gegenbaur spricht bei den Schildkröten schon von einer Eichel, Glans penis, und bezeichnet als solche das freie Penisende, soweit es vor dem Ende der Samenrinne liegt (l. c. Fig. 31—35, S. 534). Er sagt: »Das Ende kann als Eichel bezeichnet werden, so unterscheiden wir diesen Abschnitt (das freie Penisende) als Glans« (l. c. S. 534).

Die Krokodilier stimmen nach den allerdings noch sehr mangelhaften Untersuchungen mit den Säugetieren besser überein. Während das Urodäum der Schildkröten nach Hellmuths Untersuchungen sich nicht auf die orale Afterlippe erstreckt, so ragt bei den Krokodiliern ein Fortsatz des Urodäums in die orale Afterlippe als solide

Entodermplatte hinein, fast bis zum Gipfel der Lippe vordringend. Hierin zeigen die Krokodilier eine bei allen Säugern wiederkehrende Eigentümlichkeit. Der Fortsatz des Urodäums gestaltet sich wahrscheinlich durch Auseinanderweichen beider Blätter zur Samenrinne um. Hiermit stimmt überein, daß der Penis der Krokodile in höherem Maße von der Cloakenschleimhaut losgelöst und annähernd cylindrisch ist. Die Spitze hat sich in eine dorsale, die Samenrinne tragende sog. »Eichelschneppe« und ein ventrales »Eichelblatt« differenziert (Taf. VII, Schema 2). Was diese von Rathke herrührenden Bezeichnungen betrifft, so hebt Gerhardt hervor, daß eine Homologie mit der Eichel der Säugetiere nur für den dorsalen, spongiösen Abschnitt gelten kann, welcher die Samenrinne trägt. Auch bei den Krokodilen treffen wir, wie bei den Schildkröten, das periphere Ende des Urodäums an, welches auf dem an der äußeren Körperoberfläche entstandenen Penis lagert und die Samenrinne liefert. Um sie herum legt sich die spongiöse Substanz an, und diese ist als Eichel zu bezeichnen.

Unter den Säugetieren schließen sich die Monotremen, speziell *Echidna*, an den Zustand der Krokodile an. Bei Monotremen ist, was bei Krokodilen noch nicht der Fall ist, das Urodäum aufgeteilt in Rectum und (entodermalen) Sinus urogenitalis. Eine Fortsetzung des Sinus urogenitalis (Urodäums) setzt sich beim *Echidna*-Beuteljungen in den Penis fort in der Form einer epithelialen Doppellamelle, die von Fleischmann so genannte Phallusleiste. Würden deren beide Blätter auseinanderweichen, so würde eine Samenrinne, wie bei den Krokodiliern, vorhanden sein. Es differenziert sich jedoch aus dem Rande dieser Phallusleiste ein Kanal, die Samenröhre, welche genetisch der Samenrinne der Reptilien vergleichbar ist. Gerhardt erachtet, besonders auf Grund der Lagebeziehungen zum Corpus fibrosum, die Samenrinne der Sauropsiden und das Samenrohr der Monotremen für einander homolog. Er erwähnt weiter die auf der dorsalen Seite des Penis von *Ornithorhynchus* verlaufende Längsfurche und stellt die Frage nach deren etwaigem genetischen Zusammenhang mit der Samenrinne. Er meint, in der Furche den Rest einer Verschlußnaht der Samenrinne erblicken zu können. Mir scheint diese Furche, um nach den Keibelschen Figuren zu urteilen, die Stelle anzudeuten, wo die Phallusleiste mit dem Ectoderm der Penisoberfläche in Berührung gekommen ist, welche Stelle ein wenig eingezogen ist (vgl. Keibels Fig. 60). Das Samenrohr der Monotremen wird von zweierlei Schwellkörpern umgeben, 1. vom Corpus

fibrosum und 2. vom dieses circulär einfassenden Corpus spongiosum (cavernosum), das nach Wiedersheim sich bei *Echidna* »besonders in der Glans stark anhäuft«. Ein weiterer Fortschritt den Krokodilen gegenüber besteht darin, daß bei *Echidna* sich auch das Ectodäum (ectodermale Cloake) schon teilweise aufteilt in Proctodäum und Harnröhre (Taf. VII, Schema 3).

Bei den Beutlern treten, den Monotremen gegenüber, Veränderungen auf, welche zum Verhalten der Copulationsorgane der monodelphen Säuger hinüberführen. Man hat dabei die Aufmerksamkeit der Phallusleiste zuzuwenden, deren Schicksal ein verschiedenes sein kann. Hiermit berührt man zugleich die Frage nach Wesen und Vorkommen einer Glans penis bei Säugern.

In Schema 4 auf Taf. VII habe ich den Zustand wiedergegeben, wie ihn der erwachsene *Perameles* zeigt. Wie aus dem Schema direkt erhellt, schließt er sich an *Echidna* an, nur insoweit einen höheren Zustand aufweisend, als Samenröhre und Harnröhre teilweise zu einem Kanale verbunden, teilweise getrennt sind.

Bei *Didelphys* (Schema 5) entwickelt sich aus der Phallusleiste, d. h. aus dem in den Phallus ragenden Fortsatz des Urodäums, hauptsächlich die Samenrinne, welche auf der Medialfläche einer jeden Penishälfte verläuft. Im Urogenital-Kanale, bis zu den Cowperschen Drüsen, verdankt die orale Wandung des Urogenital-Traktus der Phallusleiste ihren Ursprung. Die Rinnen auf den Medialflächen der Penisspitzen von *Didelphys* sind meiner Meinung nach der Samenrinne der Chelonier und Krokodile sehr gut zu vergleichen, da beide ihren Ursprung im ventralen Ende des Urodäums haben, entodermaler Natur sind. Die Samenrinnen des *Didelphys*-Penis entstehen nicht, wie Gerhardt meint, secundär aus dem geschlossenen Rohre des Sinus urogenitalis (l. c. S. 351), (wodurch er ihnen jeden genetischen Zusammenhang mit der Samenrinne der Krokodile und Chelonier abspricht). Studiert man die Schwellkörper, d. h. die C. cavern. urethrae (spongiosa), dann stellt sich heraus, daß die beiden Crura oral vom Urogenital-Kanal sich vereinigen, also an derselben Stelle wie bei der Samenrinne der Sauropsiden. Die Schwellkörper verlaufen dann nach vorn und erreichen ihre hauptsächliche Entwicklung in der freien Penisspitze, da, wo sich die Phallusleiste zur Samenrinne umformt. Hier umhüllen sie das C. cavern. penis (fibrosum) gänzlich und reichen bis zur Haut. Als Neuerscheinung tritt dabei auf, daß die terminale Anschwellung des C. cavern. urethrae durch eine gesonderte Arterie,

Art. dorsalis penis, gespeist wird. Bei *Dasyurus* wird durch das excessive Wachstum des Urogenital-Kanales während der Entwicklung der Teil, welcher die Phallusleiste trägt, d. h. der ursprüngliche Phallushöcker, nach der Penisspitze verlagert, wo er sich später in eine typische rautenförmige Grube umformt. Auch hier häuft sich das cavernöse Gewebe dort an, wo die Phallusleiste sich entwickelt, d. h. an der Penisspitze, und es bildet sich ein Corpus cavernosum glandis, das hauptsächlich durch die Art. dorsalis penis gespeist wird. Von den Macropodinae gilt dasselbe. Die Phallusleiste mit ihren Produkten (vgl. die spezielle Beschreibung) wird hauptsächlich auf die Penisspitze verlegt. Hier entwickelt sich das C. cavernosum glandis, allerdings bei weitem nicht so kräftig wie bei *Dasyurus*. Bei sämtlichen Beutlern stellt das Gebiet des C. cavernosum glandis denjenigen Teil des Penis dar, der ursprünglich als Phallus eine Vorragung der oralen Afterlippe bildete. Hieraus ist zu folgern, daß das Corpus cavernosum glandis der Beutler das Homologon des Corpus spongiosum ist, welches bei Reptilien (Krokodilier), das Ende der Samenrinne umgibt, und daß die Glans penis in der Hauptsache als Homologon des freien Teiles des Reptilienpenis zu betrachten ist. Zu ähnlichen Resultaten gelangt Gerhardt, wenn er sagt (l. c. S. 380): »Die Glans penis muß zum Teil wohl als Homologon der Anhäufung von Schwellgewebe an der Spitze des unpaaren Reptilienpenis betrachtet werden.«

Von den übrigen Säugern kennen wir bis auf wenige Ausnahmen das Schicksal der Phallusleiste und deren Zusammenhang mit dem C. cavernosum glandis noch nicht.

Nach Fleischmanns Untersuchungen bildet sich beim Schafe und Schweine der ursprüngliche Phallus mit der darin verlaufenden Phallusleiste zurück, nach Gerhardts Beschreibungen fehlt den Artiodactylen eine Glans penis. Dieser Zustand muß dann als ein secundär erworbener angesehen werden. Das Umgekehrte ist beim Menschen der Fall. Hier entwickelt sich die Phallusleiste sehr kräftig, und es ist eine gut entwickelte Glans penis vorhanden (Taf. VII, Schema 7).

Als Ergebnis dieser vergleichenden Betrachtungen stellt sich heraus, daß derjenige Teil des Copulationsorganes, welcher morphologisch als Glans penis bekannt ist, schon bei Reptilien angedeutet ist, aber erst bei den Säugern besser ausgebildet wird. Bei allen Formen stellt die Glans penis denjenigen Teil des Schwellgewebes (bzw. der Schwellkörper) dar, welcher mehr oder weniger unabhängig

vom übrigen Corpus cavernosum urethrae das ursprünglich in den Phallus vorragende Ende des Urodäums umgibt.

Blindschläuche im Gebiete des Urogenital-Kanales bei Beutlern.

Bei mehreren Formen (Didelphiden, Macropodinae) wächst während der Entwicklung von der oralen Seite der Phallusleiste ein Zellstrang in das Innere des Penismesoderms hinein, welcher sich später zu einem Blindschlauch umformt. Er liegt bei *Didelphys* zwischen äußerer Oberfläche und Corpus cavernosum penis und bricht später zur Oberfläche durch; bei den Macropodinae liegt er im Verlaufe des Urogenital-Kanales zwischen diesem und dem Corpus cav. penis. Es erhebt sich die Frage, ob sich für diese, dem Anscheine nach bei Marsupialen funktionslosen Bildungen Homologa bei andern Wirbeltieren finden lassen. Bei den Reptilien mit unpaaren Copulationsorganen sind mir aus der Literatur derartige Bildungen, welche als Produkte der oralen Urodäumwandung aufzufassen seien, nicht bekannt geworden. Dagegen tritt bei den mit einem Penis versehenen Vögeln aus dem oralen Rande der Phallusleiste ein Zellstrang hervor, der später ein Lumen bekommt und zu dem sog. Penisblindschlauch der Vögel wird, der beim Copulationsakt ausgestülpt werden kann. Mit dem Hinweise auf diese analogen Entwicklungsprozesse muß ich mich begnügen, ohne auf die Bedeutung weiter eingehen zu können. Auffallend ist es, daß der erwähnte Zellstrang bei den Macropodinae in beiden Geschlechtern vorkommt.

Bei den höheren Säugetieren können wir derartige homologe Bildungen nur erwarten bei Formen, bei denen sich die Phallusleiste erhält bzw. weiter entwickelt. Solch eine Form ist der Mensch. In der Tat findet man bei ihm als Auswuchs der Phallusleiste meist einen kurzen Blindschlauch, der als Sinus von Guérin bekannt ist.

Muskulatur.

Die mit dem Geschlechtsapparate in Verbindung tretende Muskulatur ist in die der vorderen Bauchdecke und die der Geschlechtsorgane zu trennen.

In der Bauchdecke findet man erstens den subcutanen M. sphincter marsupii. Er ist beim Weibchen kräftig entfaltet. Die subcutane Muskulatur bleibt beim Männchen auf den oberhalb des Scrotums gelagerten Teil der vorderen Bauchwand beschränkt. Einige Fasern umkreisen meistens das Scrotum. Weiter caudal wird sie durch eine ziemlich derbe Fascie ersetzt.

Der M. obliquus abdominis externus zeigt den verschieden großen Annulus inguinalis externus, aus dem beim Männchen der Samenstrang hervortritt, in dem beim Weibchen bisweilen ein rudimentäres Lig. uteri teres zu finden ist (Macropodinae), welches die Stelle des Samenstranges einnimmt.

Vom M. transversus abdominis zweigen sich unterste Bündel ab und werden beim Männchen zum M. cremaster, beim Weibchen zum M. compressor mammae. Bisweilen zweigen sich Bündel des M. cremaster seitwärts ab und endigen im Unterhautbindegewebe, in den Inguinalkörper oder in dessen Nähe (*Phascolomys*, *Macropus*). Das Lig. uteri teres wird von einigen Bündeln des M. compressor mammae begleitet. Hieraus konnte leicht gefolgert werden, daß das Corpus inguinale das Homologon der Mammardrüse sei, welche Ansicht Weber vertritt. Ich betrachte diese beiden Organe nicht für homolog, hauptsächlich aus dem Grunde, weil bei denjenigen Formen, bei denen ein Corpus inguinale sich vorfindet, dieses als Lymphdrüse bei beiderlei Geschlechtern an gleicher Stelle anwesend ist.

Vom M. subcutaneus abdominis (M. sphincter marsupii) ist der M. sphincter cloacae ableitbar. Hin und wieder (*Macropus*) bleiben beide Muskeln durch Verbindungszüge miteinander in Zusammenhang. Der M. sphincter cloacae umgibt als Ringmuskel die äußeren Geschlechtsorgane. Meistens ist er in zwei Schichten zu trennen, zwischen denen die sehr mächtig entfalteten Rectaldrüsen sich vorfinden. Aus dem M. sphincter cloacae differenzieren sich die Muskelkapseln verschiedener zum Geschlechtsapparate gehöriger Teile. Hierzu gehören die M. ischio-cavernosus, die Muskelkapseln der Crura der C. c. urethrae und penis, der Cowperschen Drüsen und der Rectaldrüsen. Ferner entsteht aus demselben Muskel ein von den äußeren Geschlechtsorganen zur Symphyse sich erstreckendes Muskelchen, der M. suspensor cloacae (bzw. Levator penis). Es ist zuweilen nur durch sehnige Züge vertreten. Beim Männchen ist der M. sphincter cloacae nur teilweise ein Ringmuskel. Die Bündel, welche in der Nähe des Beckenrandes gelagert sind, heften sich an ihm an oder an den Crura der Corp. cavernosa penis fest. Bei einigen Beutlern treten die Fasern des M. sphincter cloacae auch noch an andrer Stelle mit dem Skelet oder der umgebenden Muskulatur in Verbindung. So treten beim männlichen *Phascolomys* Bündel vom M. sphincter cloacae zur Schwanzwurzel. Eggeling beschreibt als M. ischio-cavernosus bei den weiblichen Beutlern abgetrennte Bündel vom M. sphincter cloacae, welche am Tuber ischii

zur Insertion gelangen. Dieser Muskel ist nicht mit dem M. ischio-cavernosus beim männlichen Geschlechte zu homologisieren. Der M. sphincter cloacae wird durch einen Zweig des Nervus pudendus innerviert.

Außer dieser quergestreiften Muskulatur treten mit dem Geschlechtsapparate noch zwei glatte Muskeln in Verbindung, nämlich ein M. retractor cloacae (bzw. Penis) und ein M. recto-caudalis. Ersterer entspringt vom Sacrum und verläuft, schräg am Rectum vorüber, beim Weibchen zur Wandung des Urogenital-Kanales, beim Männchen zur Umbiegungsstelle des Penis. Mikroskopisch ist er noch weit auf die obere Fläche des Penis zu verfolgen. Ich konnte keinen genetischen Zusammenhang zwischen diesem Muskel und der glatten Muskulatur des Rectums oder Urogenital-Kanales feststellen.

Der M. recto-caudalis wird durch Fasern dargestellt, welche von der glatten Rectalwandmuskulatur sich abzweigen und zum Schwanze hin verlaufen.

Accessorische Geschlechtsdrüsen.

Versteht man unter accessorischen Geschlechtsdrüsen nur solche Drüsen, deren Secret sich dem Sperma beimengt oder die Ejaculation des Spermas begleitet, dann kann nur beim Männchen von derartigen Drüsen die Rede sein. Faßt man den Begriff weiter und rechnet zu diesen Drüsen alle diejenigen, welche sich genetisch aus der Wandung der Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen: aus der Wandung des Urodäums (entodermale Cloake) und des Ectodäums (ectodermale Cloake) herleiten, dann kommen sie in beiden Geschlechtern, obschon in verschiedener Ausbildung, vor.

Eine Übersicht über die Drüsen, welche mit dem Geschlechtsapparate in Verbindung treten, ergibt folgendes:

Ableitbar von	♂	♀
Wolffschem Gange	keine	keine
Müllerschem Gange	keine	Gl. uterinae
Wandung des entodermalen Teiles vom Urogenital-Kanal	Prostata (*Macropus*) Gl. urethral.	keine
Wandung des ectodermalen Teiles des Urogenital-Kanales	Cowpersche Drüsen	Zellstränge ohne Funktion
Proctodäum	Analdrüsen	Analdrüsen

Es fehlen, wie bekannt, den männlichen Beutlern Drüsen an den Ductus deferentes. Solche treten bei vielen monodelphen Säugern als Gl. vasis deferentis und Gl. vesiculares auf.

Aus der Wandung des entodermalen Urogenital-Kanales entstehen beim Männchen die mächtigen Urethraldrüsen, denen die Prostata sich bei *Macropus* hinzugesellt. Allerdings besitzt letztere Drüse nicht die Eigenschaft, welche Weber in seinem Lehrbuche von einer Prostata fordert, nämlich daß sie außerhalb der glatten Muskulatur sich finde. Nur auf Grund ihres mikroskopischen Baues und der Stelle der Entwicklung ist die Drüse bei *Macropus* als solche zu erkennen.

Beim Weibchen bleibt die Wandung des entodermalen Teiles des Urogenital-Kanales ohne Drüsen.

Von der Wandung des Ectodäums, der ectodermalen Cloake, wachsen bei beiden Geschlechtern Zellstränge in das umgebende Bindegewebe. Diese Zellstränge stellen die Anlagen der Cowperschen Drüsen oder die Homologa beim weiblichen Geschlechte dar.

Was die Herleitung der Cowperschen Drüsen bei den Beutlern betrifft, befinde ich mich in Widerspruch mit den Angaben von M. Weber, welcher diese Drüsen als Differenzierungsprodukte der (entodermalen) Urethraldrüsen auffaßt (l. c. S. 264). Die Drüsen sind, bei den Beutlern nach meinen, bei Monotremen nach Keibels Untersuchungen, als ectodermale Drüsen aufzufassen. Erst secundär werden sie in den Urogenital-Kanal aufgenommen, in ähnlicher Weise, wie die Gl. anales erst sekundär in das Lumen des Proctodäums zu liegen kommen. Die einfache Anlage der Cowperschen Drüse sondert sich später in drei ungleich große Lappen, deren jeder von einer eigenen Muskelkapsel umgeben ist. Es ist daher ungenau, von drei Paar Cowperschen Drüsen zu reden. Beim Weibchen bleibt ein einfacher Zellstrang, welcher nur hin und wieder ein Lumen besitzt, bestehen; aus ihm gehen keine Drüsenschläuche hervor.

Die Rectaldrüsen entstehen in der Wandung des Ectodäums und gelangen bei dessen Aufteilung in das Proctodäum. Es kommen zwei Paar Rectaldrüsen zur Anlage. Ihnen fügen sich bei *Sminthopsis* noch eine große Zahl von kleineren, zusammengesetzten tubulösen Drüsen an, welche aus der Wand des Proctodäums ihren Ursprung nehmen.

Bei den Macropodinae gelangt von den zwei Paar Drüsen

nur das caudale zur Entfaltung; das craniale Drüsenpaar bleibt rudimentär.

In ganz besonderer Weise entwickeln sich die Rectaldrüsen von *Hypsiprymnus* (vgl. die spezielle Beschreibung).

Literatur.

Außer der in der vorhergehenden Arbeit aufgezählten kommt in Betracht:

1. Broek, A. J. P. v. d. Over de ontwikkelungsgeschiedenis van het urogenitaalkanaal bij den man. Verslagen der Vergad. o. d. Kon. Akad. v. Wetensch. 1909.
2. Gerhardt, W. Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Copulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergebnisse und Fortschritte d. Zoologie. Bd. I. S. 307.
3. Gegenbaur, C. Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere.
4. Regaud, Cl. et Dubreuil, G. Variations de la glande interstitielle de l'ovaire chez la lapine. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Berlin 1908. S. 146.
5. Schmidtgen, O. Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten. Zool. Jahrbücher. Bd. XXIV. 1907.

Erklärung der Figuren.

Tafel VII.

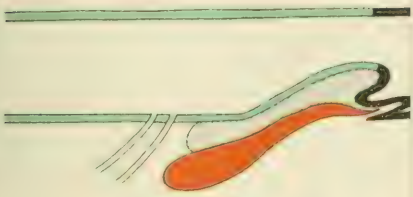
Schemata der Copulationsorgane, teilweise nach Boas, von:

I. Schildkröte.
II. Krokodil.
III. *Echidna.*
IV. *Perameles.*
V. *Didelphys.*
VI. *Macropus.*
VII. *Homo.*

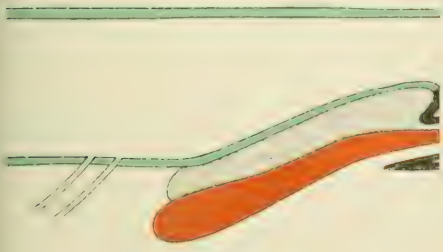
In diesen Figuren ist das Entoderm grün, das Ectoderm schwarz angegeben. Das Corpus cavernosum penis ist rot, das Corpus cavernosum urethrae schraffiert.

A. d. p. Arteria dorsalis penis.

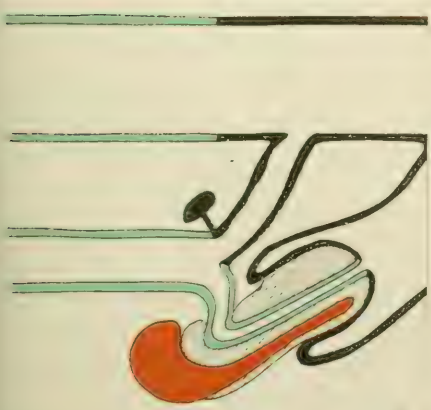
I. Schildkröte



II. Krokodil



III. Echidna



IV.

i. Brock gez.

I. Schildkröte.

II Krokodil

III Echidna

IV Perameles

V Didelphys

c a p

VI Makropus

a u p

VII Mensch

o d p

Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith Anst v Jonascheit A

Die Kopfregion der Amnioten.

Morphogenetische Studien.

(5. Fortsetzung.)

Von

Dr. A. Fleischmann,

Professor der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

Das in gemeinsamer Arbeit mit mehreren Schülern von mir mehrfach erörterte Gaumenproblem ist in der Zwischenzeit (1907/08) auch von H. Fuchs besprochen worden. Ich darf einen Teil seiner Untersuchungen als eine willkommene Ergänzung meiner Studien begrüßen; denn obwohl er nicht mein Schüler ist, hat er die von mir inspirierte Deutung und Nomenklatur fast bedingungslos übernommen und die von meinen Schülern beschriebenen Verhältnisse der Mund- und Nasenhöhle von Sauriern und Säugern neu bestätigt — freilich mit dem Unterschiede, daß er alles viel weitschweifiger erzählte, als ich es meinen Mitarbeitern gestatte.

Da ich bisher aus Mangel passenden Materiales mich ausschließlich auf Saurier beschränkt hatte, schien es mir nach genauester Lektüre seiner beiden Berichte wünschenswert, neue Untersuchungen über Schlangen und Schildkröten einzuleiten, um die Eigenschaften des Munddaches dieser Gruppen durch eigenen Augenschein kennen zu lernen; denn es kam mir vor, als sei Fuchs, obwohl er im allgemeinen meine Auffassung über den gegensätzlichen Bau des Munddaches bei Sauriern und Säugern teilt, konservativ auf älteren falschen Ansichten stehen geblieben und habe die Analyse der Schnitte nicht gründlich genug geführt.

Nachdem ich ausreichendes Material gesammelt hatte, habe ich Anfang November 1908 zwei Schüler vor diese Aufgabe gestellt. Der eine sollte die Entwicklung des Munddaches der Schlangen und

Schildkröten, der andre die Entwicklung des Gaumens der Säuger so genau verfolgen, daß wir zum Schlusse scharfe Begriffsdefinitionen geben könnten. Beide Arbeiten sind jetzt abgeschlossen, doch können sie aus äußeren Gründen nicht gleichzeitig an die Redaktion des Jahrbuches abgesandt werden. Die Studie über die Reptilien von K. Thäter übergebe ich heute dem Drucke, während die Studie über die Gaumenentwicklung der Katze von H. Pohlmann erst später erscheint.

Allgemeine Reflexionen über das von mir aufgeworfene Problem werde ich dann folgen lassen.

Erlangen, 15. Dezember 1909.

VIII.

Das Munddach der Schlangen und Schildkröten.

Von

Dr. **Karl Thäter**

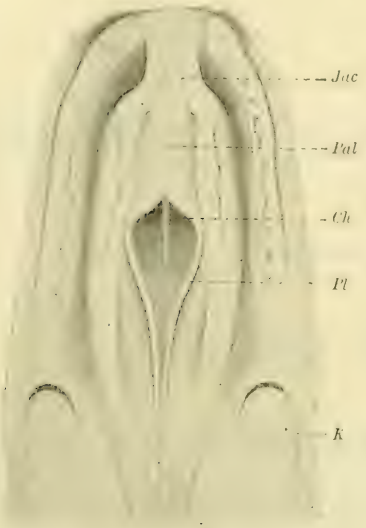
aus Nürnberg.

Mit 38 Textfiguren und Tafel VIII u. IX.

Das Munddach der Schlangen und Schildkröten ist noch nicht oft der Gegenstand eingehender Studien gewesen. Daher dürfte eine erneute Untersuchung wohl nicht überflüssig erscheinen, zumal die Arbeiten über den Gaumen der Schlangen sehr widersprechend lauten. So erwähnt Gegenbaur (1878), daß bei Schlangen der harte, die Nasenhöhle von der Mundhöhle scheidende Gaumen am wenigsten entwickelt sei. Busch (1898) leugnete im Gegensatz hierzu das Auftreten eines Gaumens bei den Schlangen, während Göppert (1901) angibt, die Ophidier besitzen einen fertig gebildeten Gaumen (Fig 1, *Pal*), der die Ductus naso-pharyngei ventralwärts abgrenzt. 1879 stellte Born über die Entwicklung der Nasenhöhle und des Gaumens bei den Schlangen genaue embryologische Studien an. Vor zwei Jahren bestätigte Fuchs deren Richtigkeit und trat neuerdings dafür ein, daß bei den Schlangen und Schildkröten das primäre Munddach durch Verwachsung während der Embryonalzeit in einer Weise abgeändert wird, welche zu der bisher als sekundärer Gaumen dieser Tiere bezeichneten Umbildung führt. Die entgegengesetzten Meinungen in der Literatur veranlaßten mich, auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Dr. A. Fleischmann dieses Gebiet noch einmal einer genauen Nachprüfung zu unterziehen. Herr Professor Fleischmann stellte mir die Sachlage und die Notwendigkeit dar, die einzelnen Phasen der Entwicklungsgeschichte des Munddaches genau zu verfolgen, besonders exakte Modelle nach Quer-

schnitten zu konstruieren, damit sicher festgestellt werde, ob man den Ausdruck »sekundärer Gaumen« mit Recht auf die Konfiguration des Munddaches der Schlangen anwenden dürfe. Ferner riet er mir, die von Fuchs behauptete »ausgiebige Verwachsung« der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten in embryonaler Zeit nochmals zu kontrollieren, da ihm diese Angabe recht zweifelhaft erscheine.

Fig. 1.



Dach der Mundhöhle von *Python tigris* nach der Deutung von E. Göppert. 1/1.
Ch Choane; *Jac* Jacobsonsches Organ; *K* Kaumuskel; *Pal* sekundärer Gaumen; *Pl* Schleimhautfalte des Gaumenrandes.

Nach diesen Leitlinien habe ich während des Wintersemesters 1908/1909 und des Sommersemesters 1909 im zoologischen Institut zu Erlangen gearbeitet. Erwachsene und embryonale Schlangen, sowie Embryonen von *Chrysemys marginata* standen mir reichlich zur Verfügung. Ich ordnete sie nach ihrem äußeren Aussehen und ihrer Größe in verschiedene Gruppen. Bei den Schlangen maß ich die Entfernung vom Mittelhirn bis zur Schnauzenspitze, um wenigstens auf diese Weise einen Anhaltspunkt zur Beurteilung des Größenunterschiedes der so stark spiralig eingerollten Embryonen zu erhalten. Diese Entfernung werde ich kurzweg als Mittelhirn-Schnauzenlänge (*MSl*) bezeichnen. Die Anfertigung der Modelle und Schnittserien geschah in der von Aulmann (Morpholog. Jahrbuch, Bd. XXXIX) erst kürzlich geschilderten Weise. An allen Serien habe ich eine Definierebene angebracht und dieselbe auch an den abgebildeten Schnitten eingetragen.

Bevor ich mit der Darstellung meiner Beobachtungen beginne, möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. Albert Fleischmann für die unermüdliche Unterstützung und Förderung meiner Arbeit meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Zander, der mir in liebenswürdiger Weise technische Schwierigkeiten überwinden half.

I. Tropidonotus natrix.

1. Eigene Beobachtungen.

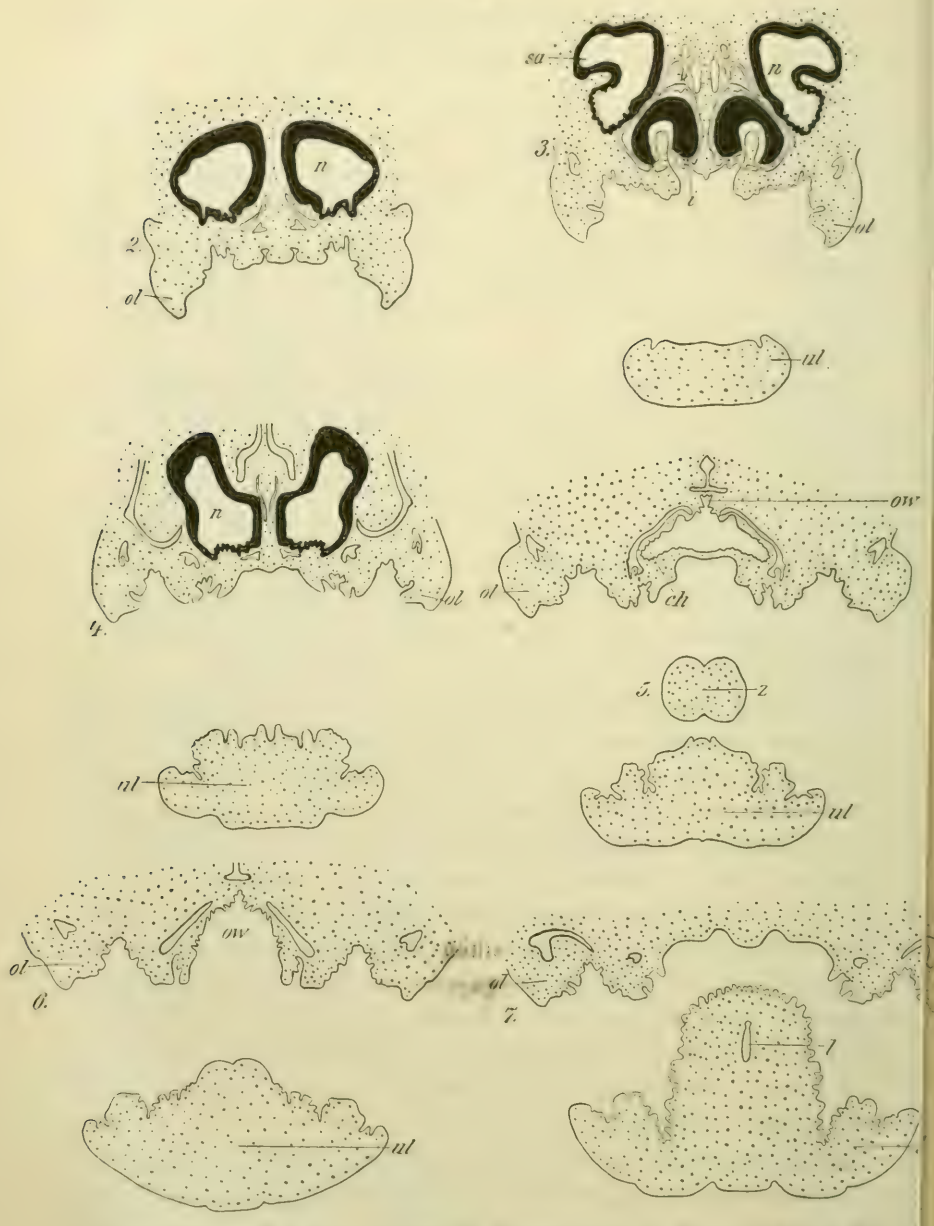
Junges Tier. (Taf. VIII Fig. 1, 2) Die Mundspalte schneidet tief in den Kopf ein; die Mundwinkel liegen weit hinter den Augen, und zwar von den Augen etwa noch einmal so weit entfernt als die Augen von der Schnauze. Den hufeisenförmigen Mundrand begrenzen glatte Starrlippen (*sl*), welche außen von einer starken Hornschicht bekleidet sind und mit einer besonders an der oberen Starrlippe ausgeprägten scharfen Kante in das Epithel der Mundhöhle übergehen.

Die niedrige, lateral ausgedehnte Mundhöhle ist gerade gestreckt und zeigt wenig Reliefeigentümlichkeiten der Wand. Bei der Betrachtung mit bloßem Auge oder Lupe erscheinen Dach und Boden ziemlich eben. Höchstens gewahrt man ganz niedrige Leisten bzw. Furchen. Wenn man jedoch Querschnitte zu Hilfe nimmt (Fig.2—7), findet man das Relief belebter, als es vorher den Anschein hatte. Man gewahrt enge Formbeziehungen zwischen Boden und Dach in der Weise, daß den Leisten des Bodens Rinnen des Daches bzw. dem Kehlkopfhügel eine konkave Grube (*ow*) gegenüberliegt.

Das flache Munddach ist nur durch mehrere Längsfalten der Schleimhaut und dazwischen liegende Furchen coupiert. Die 4 Zahnreihen, welche auf dem Maxillare bzw. Pterygoid und Palatinum wurzeln, sind durch Sagittalfalten verdeckt. Daher sieht man bei der Betrachtung des Munddaches (Taf. VIII, Fig. 1, 2) parallel zum rechten und linken Rande der Oberlippe den äußeren Gebißwulst (*ag*) d. h. je zwei sagittale Schleimhautfalten (labiale und linguale Falte), welche die Zahnreihen jedes Oberkiefers verdecken und distal bis in die Prämaxillargegend reichen. Daran schließen sich jenseits einer reich gefältelten Hohlrinne (*r*) die inneren Gebißwülste (*ig*), d. h. je zwei Deckfalten der Zahnreihe auf Palatinum und Pterygoid, welche einander parallel ziehen und kürzer sind als die äußeren Gebißwülste.

Am Munddach ist die obere Starrlippe von der Deckfalte der maxillaren Zahnreihe schon durch das Aussehen abgesetzt, weil die starre Oberlippe mit verhornter, in Schilder zerlegter Epidermis bekleidet wird, während die Deckfalte eine weißliche Färbung zeigt. Am Mundboden grenzen sich untere Starrlippe und Deckfalte nicht so deutlich ab. Die Gebißwülste alternieren. Der untere Gebiß-

Fig. 2—7.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 8,5 mm *MSl*. Vergr. 10/1.

Abstand der Schnitte: 2—3 = 1120 μ
3—4 = 800 μ
4—5 = 880 μ
Abstand der Schnitte 5—6 = 400 μ
6—7 = 1600 μ

ch Choane; *i* Jacobsonsches Organ; *l* Larynx; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *ow* Orbitalgewölbe; *sa* Sakter; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

wulst ragt bei geschlossenem Maule in die dorsale Hohlrinne (*r*) zwischen dem äußeren und inneren Gebißwulst.

Der Umstand, daß die Zahnreihen von Falten umgeben sind, hängt jedenfalls mit dem Verschlingen großer Nahrungsbissen zusammen; denn der in den Deckfalten sich aussprechende Überschuß von Schleimhaut wird dazu dienen, die Erweiterung der Mundhöhle zu unterstützen und das am fressenden Tier zu beobachtende Auseinanderweichen der Zahnreihen bzw. der sie stützenden Knochen zu ermöglichen, so daß die Wand der Mundhöhle bequem über ein großes Beutetier gespannt werden kann.

Innerhalb der inneren Gebißwülste sieht man den dorsal emporddringenden Hohlraum des Orbitalgewölbes (Taf. VIII, Fig. 1, 2, *or*), der etwa unterhalb der Augen die höchste Krümmung erreicht. Querschnitte zeigen das Orbitalgewölbe hinten an den Mundwinkeln flach (Fig. 7) und vorn stark gekrümmt (Fig. 6). Ein scharfer Randbogen scheidet das Orbitalgewölbe von einem vorderen, ungefähr spitzwinklig dreieckigen Vomerfeld (Taf. VIII, Fig. 1, 2 *vf*), dessen Seiten von den inneren Gebißwülsten bzw. zwei medial an diese anschließenden zarten Schleimhautfältchen umrahmt werden. Dasselbe ist gewöhnlich (Fig. 1) als »sekundärer Gaumen« der Schlangen bezeichnet worden; doch ziehe ich den Ausdruck Vomerfeld vor, weil er rein sachlich die Tatsache kennzeichnet, daß über diesem Feld die beiden Vomerknochen liegen. In der Mitte des dreieckigen Feldes zieht ein schmaler Streifen (Fig. 2, 3), den Fuchs ohne Grund »Choanenpapille« genannt hat. Hier liegen auch die Mündungen der Jacobsonschen Organe (Fig. 3).

Aus dem Mundboden ragt ein medianer Längshügel (Taf. IX, Fig. 14) in die Lichtung des Orbitalgewölbes. Er trägt die Kehlritze an einem besonders schrägen Oralabfall. Vor der Kehlritze liegt der Eingang in die Zungentasche (*zt*). Die Mundschleimhaut seitlich von diesem Hügel und die Schleimhaut der Rachengegend ist in feine Sagittalfalten gelegt.

Zum Schluß mache ich noch auf die geringe Wölbung des Munddaches und den stark ausgesprochenen flachen Charakter der ganzen Mundhöhle aufmerksam, welche wie ein niedriger transversaler Hohlraum im Kopf eingeschlossen ist und ganz gerade in die Speiseröhre übergeht. Das ist auf den Querschnitten (Fig. 2—7) am Abstande des Munddaches von der Definierebene *d* und auf den Längsschnitten (Taf. IX Fig. 14) an dem parallelen Verlaufe der Mund-

rachenwand, der Luftröhre und der in der Nebentasche verborgenen Zunge direkt abzulesen.

Nasenschläuche. In sehr geringem Abstand dorsal über dem Vomerfelde liegen die einfach gestalteten Nasenschläuche. Von dem äußeren Nasenloch führt der kurze, merkwürdig weite und stark gefaltete Vorhofsabschnitt leicht ansteigend in die Muschelzone. Nahe der äußeren Mündung ist sein Querschnitt rundlich (Fig. 2). Die Nasenschläuche entfalten sich hauptsächlich in dorso-ventraler Richtung und verschmähen es, sich lateral auszubuchten, wie es etwa bei *Platydactylus* Regel ist. Sie erscheinen wie sagittal kurze und transversal schmale Flachsäcke, welche schwach gekrümmt verlaufen, so daß ihr nariner, an die Nasenlöcher schließender Abschnitt etwas gegen die Medianebene biegt, während der choanale Teil sich entgegengesetzt wendet. Der ganze Nasenschlauch scheint nur dem Stammteil der Saurier vergleichbar. An seiner lateralen Wand fällt ungefähr in der Mitte der Höhe eine konkave Einbuchtung auf (Fig. 3), welche etwas schräg narin gegen den dorsalen First verläuft. Durch dieselbe werden 2 Stockwerke kenntlich. Der dorsale Abschnitt biegt sich hinten lateral abwärts und bildet einen kleinen, kurzen Sakter (*sa*). Stammteil und Choanengang sind nicht scharf voneinander geschieden. Die Aulaxnische ist gar nicht angedeutet. Der kleine Sakter hängt fast senkrecht d. h. parallel dem Stammteil herab. Aus der Muschelgegend führt der dorso-ventral erhöhte Choanengang zur Choanenmündung, welche an der oralen Wand des Orbitalgewölbes oberhalb des Randbogens liegt.

Die Choanen sind nicht direkt sichtbar, wenn die Sehachse senkrecht auf das Munddach gerichtet ist, weil sie durch den scharfen Rand der Bogenfalte (Taf. VIII, Fig. 1, 2) verdeckt wird. Sobald man aber den Kopf dreht, daß man unter einem spitzen Winkel auf das vordere Ende des Orbitalgewölbes blickt, dann erscheinen die Choanen über dem vorderen Bogenrand der Orbitalmulde als zwei kleine rundliche Löcher, und zwischen beiden eine seichte mediane Grube mit rosettenartig gestellten Falten, welche besonders klar macht, daß die Choanen nicht median, sondern lateral in das Orbitalgewölbe münden. (Fig. 5.)

Die Jacobsonschen Organe (Fig. 3) liegen als voluminöse Säcke ventral unter dem Nasenschlauch, jedoch so, daß sie sich an die mediale Wand der Nasenschläuche anschmiegen, welche deshalb schräg verläuft. Sie münden auf dem Vomerfeld zu beiden Seiten des medialen Wulstes an dessen hinterem Ende. Wie die Schnitte

zeigen (Fig. 3—5), fehlt die Choanenrinne im Gegensatz zu den Sauriern.

An die Beschreibung der fertigen Mundhöhle reihe ich die Schilderung von 4 Wachsmodellen, welche ich aus Schnittserien durch den Kopf von Ringelnatterembryonen verschiedener Größe rekonstruiert habe, um eine plastische Vorstellung von den bisher bloß nach Serienschnitten beschriebenen Entwicklungsvorgängen zu gewinnen, und beginne mit dem jüngsten Embryo.

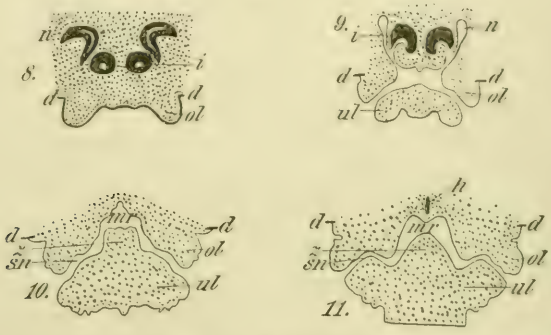
Modell II (Taf. VIII, Fig. 8, 9). Bei einem kleinen Embryo (5 mm *MSl*) ist die Mundhöhle in einer von der beim erwachsenen Tier durchaus verschiedenen Form ausgebildet; es bedarf daher einer starken Metamorphose, um den Zustand des Maules der erwachsenen Schlange herbeizuführen. Die hufeisenförmige Mundspalte ist entsprechend der geringen Größe des Embryos verhältnismäßig kurz. Die Mundwinkel liegen unmittelbar unter den Augen. Die mediane Spitze der Oberlippe überragt gleich einem Schnabel die noch sehr kurze Unterlippe (Taf. IX, Fig. 13).

Von dem Lippenrande zieht die im allgemeinen gleichsinnig gekrümmte, ventrale und dorsale Wand der Mundhöhle in ziemlich steiler Neigung gegen die dorsale Mittellinie. Die Mundhöhle ist ein über das Niveau des Lippenrandes dorsal emporgewölbter Raum (Fig. 10), dessen Krümmung am Dach mehr auffällt als am Boden. Es lassen sich schon zwei Hauptabschnitte (Fig. 11) unterscheiden, nämlich der dorsal emporsteigende Mittelraum (*mr*) und die Seitennischen (*sn*), welche parallel dem Lippenrande verlaufen und hier ziemlich steil in die Masse des Kopfes einwärts ziehen. Im Mittelraum ist die dorsale Wölbung des Munddaches am stärksten ausgeprägt; ihr entspricht als konvexe Gegenform ein vorspringender Wulst des Mundbodens. Die Unterscheidung von Mittelraum und Seitennischen läßt sich im hinteren Abschnitt der Mundhöhle (Fig. 11) nahe den Mundwinkeln bzw. der Hypophysenmündung viel schärfer durchführen als in dem vorderen Bezirk (Fig. 10) hinter den Choanen, weil hier das Munddach bzw. der Mundboden von den Lippenrändern einfach schräg dorsal emporsteigt.

Um die eigenartige Plastik der Mundwand richtig zu erfassen, muß man nicht bloß die Mund- oder Innenfläche des Modells, sondern auch die äußere, d. h. die dem Kopfmesoderm anliegende Fläche (Taf. VIII, Fig. 9) betrachten. Dann erkennt man, daß die dorsale Munddecke — wenn ich einen Ausdruck der Architekten gebrauchen

darf — einem »gebrochenen Satteldache« vergleichbar ist mit zwei schräg geneigten Lateralwänden (*lw*), welche an einem medianen Firststreifen zusammenstoßen, und zwei transversalen Wänden, einer Vorderwand (*chw*) bzw. einer caudalen Rückwand (*rw*). Auf dem Längsschnitt (Taf. IX, Fig. 13) ist die Firststrecke des Mittelraumes an der Einmündung der Hypophyse kenntlich, die Vorderwand ist mit den Buchstaben *chw*, die Rückwand mit den Buchstaben *rw* bezeichnet. An der Vorderwand des Mittelraumes liegen die beiden Choanenöffnungen der einfachen Nasenschläuche. Daher nenne ich

Fig. 8—11.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 5 mm *MSl*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 8— 9 = 180 μ
9—10 = 420 μ
10—11 = 720 μ

dd Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *mr* Mittelraum; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

sie choanale Wand (*chw*). Die hintere Wand liegt hinter der Hypophyse, sie fällt daher schon in den Bereich des entodermalen Rachens.

Bei der Betrachtung des Modells von der inneren und äußeren Seite überrascht das Gewölbe der einem Satteldach verglichenen Munddecke am meisten. Der dorsal zwischen die Augäpfel eindringende Mittelraum erscheint weit (Fig. 10), seine Seitenwände gehen schwach divergierend und eigentlich ohne scharfen Absatz in den rechten und linken Dachstreifen der Seitennischen (*sn*) über. Das Gewölbe des Mittelraumes besitzt dicht hinter den Choanen eine enge dorsale Ausbuchtung (Fig. 10), aber gegen die Hypophyse (Fig. 11) verschwindet die scharfe firstähnliche Gestaltung, so daß ein breiter und flacher Mittelstreifen rückwärts streicht. Der höchste Punkt des Mittelraumes liegt sowohl in diesem Stadium als in allen spä

teren Entwicklungsphasen hinter den Nasenschläuchen bzw. den Choanen. Von hier fällt die choanale Vorderwand des Mittelraumes, eine ungefähr dreieckige Fläche, sehr steil gegen die Lippenspitze ab. In den Mittelraum ragt ein Höcker des Mundbodens (Taf. IX, Fig. 13).

Dach und Boden der Seitennischen laufen näher dem Mundwinkel horizontal (Fig. 11) und näher der Maulspalte schräg (Fig. 9). Am Nischendach kann man schon zwei Bezirke unterscheiden: den lateralen als Anlage der Starrlippe und den medialen als Anlage des inneren Gebißwulstes. Beide sind durch eine seichte Ausfurchung getrennt.

Die Nasenschläuche sind zwar sehr klein und einfach geformt, doch ist ihr späterer Stilcharakter schon gut zu erkennen, besonders die laterale Abbiegung des Nasenschlauches zur Anlage des Sakter. Bloß sitzen die Anlagen der später unterscheidbaren Abschnitte: Vorhof, Stammteil, Choanengang noch sehr nahe beisammen, weil die sagittale Länge der Nasenschläuche sehr gering ist. Die Jacobsonschen Organe sind eben als kugelige Blindsäcke aus der medialen Wand der Nasenschläuche hervorgewachsen (Fig. 9).

Ich erwähne noch den Befund bei einem etwas jüngeren Embryo, dessen Mundhöhle im allgemeinen die Formeigenschaften des eben beschriebenen Stadiums zeigt, weshalb die ausführliche Beschreibung unterbleiben kann.

Hier haben sich die Nasenschläuche vor kurzer Zeit abgeschnürt und münden an einer 0,21 mm langen Strecke unmittelbar in die Mundhöhle, und zwar gleichfalls lateral, nicht in der Medianebene. Die Nasenschläuche hängen durch eine Epithelmauer mit dem Ectoderm innig zusammen. Nur auf die ganz kurze Strecke von 90 μ ist die Epithelwand unterbrochen.

Modell III (Taf. VIII, Fig. 5—7). Bei dem etwas älteren Embryo von 6—6,5 mm *MSl* sind die Eigenschaften des eben beschriebenen Zustandes deutlicher ausgeprägt, weil in der Zwischenzeit der Kopf, die Mundwand und die Maulspalte an Länge und Breite zugenommen haben. Das in Rede stehende Modell III sowie alle später zu erwähnenden beweisen, daß ich mit vollem Recht den Mittelraum (*mr*) der Mundhöhle und die beiden Seitennischen (*sn*) unterschied. Denn das Munddach zeigt durch kräftigere Reliefverschiedenheiten den Gegensatz der drei Abschnitte schon viel klarer als in dem jüngeren Stadium 5 mm *MSl*. Der Mittelraum (Taf. VIII, Fig. 7) erreicht vor der Hypophyse (*h*) und dicht hinter den Choanen (*chg*) den höchsten

Punkt (*p*) seiner dorsalen Entfaltung und sinkt von hier gegen die Mündung der Hypophyse steil ab (Fig. 16—17), ein Formcharakter, welcher zwar beim jungen Embryo 5 mm *MSl* schon angedeutet, aber wenig auffällig war. Die hinter der Hypophyse anschließende Rachenwand ist aus der fast senkrechten Stellung, welche am jüngsten Stadium zu beobachten war, in eine weniger steile Neigung gebracht worden, so daß sie jetzt wie eine Verlängerung des Mittelraumdaches erscheint. Die vordere Abschlußwand (*chw*) des Mittelraumes ist ebenfalls aus der steilen Richtung in eine schwächer geneigte Stellung übergegangen. Die Seitennischen (Fig. 13—17) sind breiter geworden und der innere Gebißwulst modelliert sich als rundlicher Vorsprung zu beiden Seiten des Eingangs in den Mittelraum. Die Tatsache, daß die Neigung der Vorderwand und der Rachenwand des Mittelraumes in eine sanftere Richtung gemildert wird, ist ein wichtiges Merkmal der zur Ausgestaltung des Schlangenmauls führenden Entwicklungsvorgänge. Wir beobachten an den späteren Stadien, daß der Prozeß noch weiter schreitet, bis endlich diese beiden Flächen fast horizontal gestellt sind und am erwachsenen Tier wie ebene Bezirke des Munddaches aussehen, welche den rinnenförmig gebliebenen Rest des Mittelraumes (oder des Orbitalgewölbes, wie ich oben [S. 475] sagte, oral und caudal umsäumen. Die vordere Abschlußwand des Mittelraumes geht durch diesen Prozeß zum größeren Teil in denjenigen Abschnitt des Munddaches über, welchen ich oben als Vomerfeld bezeichnet hatte. Schon an dem Modell III ist ein wichtiger Charakter des Vomerfeldes, nämlich die auf ihm befindliche Mündung (*i*) der JACOBSONschen Organe (Fig. 13) deutlich entwickelt, während am Modell II die JACOBSONschen Organe in der mehrfach abgebildeten Weise als mediale Aussackungen an der Wand der Nasenschläuche dorsal über den Choanen hängen (Fig. 9).

Modell IV (Taf. VIII, Fig. 4). Bei dem Embryo 7 mm *MSl* ist Wachstum und Modellierung in der Stilart fortgeschritten, welche aus dem vorhergehenden Modell zu vermuten war. Wesentliche Gegensätze sind dadurch zwar nicht geschaffen, jedoch sind einzelne Eigenschaften gesteigert worden. In allererster Linie ist im Zusammenhang mit der transversalen Entfaltung der Mundhöhle die Neigung der Rachenwand (*rw*) des Mittelraumes hinter der Hypophyse noch mehr zur flachen Lage geändert worden. Auch das Vomerfeld ist etwas weniger steil geneigt als im vorhergehenden Stadium.

Die Stellungsänderung der vorderen und pharyngealen Fläche

ist besonders am medianen Längsschnitt (Taf. IX, Fig. 15) erkennbar. Von der Hypophyse (*h*) etwa gegenüber dem Kehlkopf (*l*) steigt das Munddach schräg dorsal empor und erreicht etwas oberhalb der Choanen den höchsten Punkt, um nun mit starker Neigung schräg gegen den Lippenrand abzufallen (Fig. 22—20). Das eigentliche Satteldach des Mittelraumes ist nicht wesentlich länger geworden, dagegen modellieren sich die inneren Gebißwülste (*ig*) stark heraus und grenzen den Mittelraum von den Seitennischen schärfer ab. Die

Fig. 12—17.

Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 7 mm *SM*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 12—13 = 160 μ
13—14 = 320 μ
14—15 = 160 μ

Abstand der Schnitte: 15—16 = 680 μ
16—17 = 760 μ

ch Choane; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *l* Larynx; *mr* Mittelraum; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *z* Zunge; *zl* Zahnleiste.

Form des Mittelraumes ist ungleichmäßig. Hinter der Hypophyse (Fig. 23) ist er breit und flach gewölbt, vor der Hypophyse dringt er dorsal in die Gegend zwischen die beiden Augäpfel empor (Fig. 22), während der hintere Abschnitt tiefer unter den Augen liegt. An der Vorderwand des Mittelraumes liegen die Choanen (Fig. 21). In etlicher Entfernung (480 μ) sind die Öffnungen der Jacobsonschen Organe (Fig. 19) sichtbar und median liegt ein kleiner sagittaler Vorsprung.

Das Munddach ist durch einen lateralen Randwulst (Fig. 20—23) begrenzt, welcher die Anlage der Starrlippe und des Gebißwulstes

der äußeren Zahnreihe darstellt. Freilich sind diese Abschnitte noch sehr schwach voneinander abgesetzt, da nur die erste Anlage des Gebißwulstes als Zahnleiste (*zl*) angedeutet ist und ganz kleine Erhebungen an der lateralen und medialen Seite der Epithelleiste als Skizzen der künftigen Deckfalten auftreten. Das Munddach steigt von hier etwas schräg empor; es zeigt eine seichte Ausfurchung (*r*), die Anlage der künftigen Hohlrinne, und medial von derselben die Anlage des inneren Gebißwulstes (*ig*) mit der Zahnleiste der Pterygoidpalatinzähne.

Aus dem Mundboden (Taf. IX, Fig. 15) springt gegen den Mittelraum ein transversaler, schmaler Höcker vor. In letzterem verläuft die Luftröhre (*t*) und unter ihr die Anlage der Zungenmuskulatur. Der Kehlspalt liegt median auf der Oberfläche des Bodenwulstes, dessen vorderes Ende in zwei kurze Lappen (Fig. 20) ausgefranst ist. Es biegen sich also in der Mittelzone Dach und Boden dorsal empor und stehen in enger Formbeziehung, die an das Verhältnis von Patrize und Matrize erinnern.

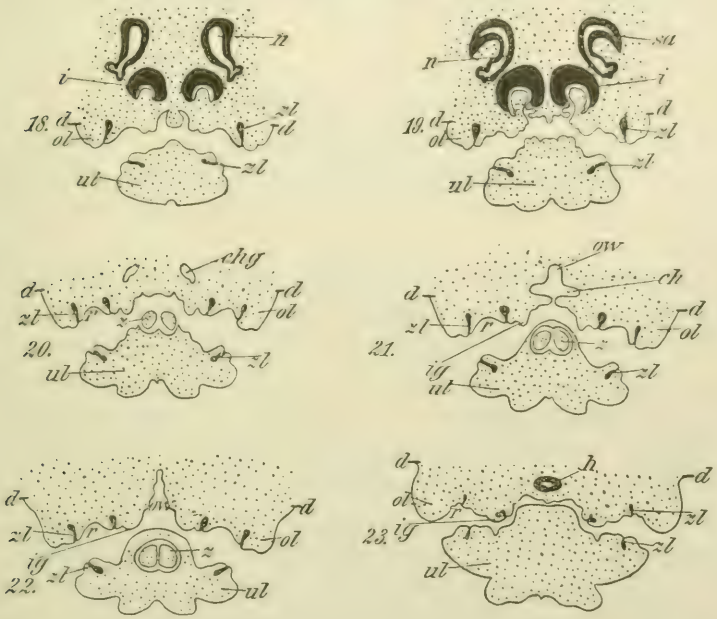
Vom Nasenschlauch ist nichts Besonderes zu vermelden. Die Querschnitte zeigen Choanenmündung (Fig. 21), die Choanengänge (Fig. 20) und den sattelförmig gekrümmten Sakter (Fig. 19). Die Mündungen der Jacobsonschen Organe liegen noch deutlich auf der schrägen Choanalwand des Mittelraumes.

Modell V (Taf. VIII, Fig. 3). Bei dem Embryo 8 mm *MSl* zeigt sich das allgemeine Körperwachstum in der Mundgegend durch Verlängerung und Verbreiterung der Seitennischen sowie des Mittelraumes. Die Rachenwand und das Choanalfeld sind noch mehr flach geneigt als bei dem vorhergehenden Stadium. Aus diesem Grunde erscheint jetzt der Mittelraum ganz seicht und flach. Die an den jungen Stadien auffallende winkelige Knickung seines dorsalen Firstes ist durch das Längenwachstum des Mittelraumdaches sowohl des von der Hypophyse bis zur Choane reichenden Abschnittes als des von der Choane gegen den Schnauzenrand abfallenden Choanalfeldes aufgehoben. Nur der hinter den Choanen liegende Abschnitt, welcher schon in jüngeren Stadien am meisten dorsal emporragte, hat diese Eigenschaft beibehalten und erscheint wie ein enger, einer winkeligen Grube vergleichbarer Nebenraum. Er bildet nach entsprechender Auswölbung und Verbreiterung während der folgenden Embryonalzeit die oben als Orbitalgewölbe beschriebene Grube am Munddache der erwachsenen Schlange. Die Palatoptery-

goidwülste liegen nicht mehr so nahe der Medianebene wie bei jüngeren Embryonen.

Die embryonalen Vorgänge bei den Schlangen führen also eine allgemeine Verflachung des Munddaches herbei, doch bleibt der mediane Abschnitt des Mittelraumes hinter den Choanen immer eine dorsal aufsteigende Bucht zwischen den beiden Augen; dieselbe

Fig. 18—23.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Tropidonotus natrix*. Embryo von 8 mm *MSl*. Vergrößerung 10/1.

Abstand der Schnitte: 18—19 = 280 μ
19—20 = 840 μ
20—21 = 160 μ

Abstand der Schnitte: 21—22 = 280 μ
22—23 = 2040 μ

ch Choane; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *h* Hypophyse; *i* Jacobsonsches Organ; *ig* innerer Gebißwulst; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *ow* Orbitalgewölbe; *r* Hohlrinne; *ul* Unterlippe; *z* Zunge; *zl* Zahnleiste.

verengt sich oral gegen die Choanen; dadurch wird es immer mehr unmöglich, die Choanen selbst wahrzunehmen. Erst wenn man das Wachsmodell umdreht und die dem Mesoderm zugekehrte Fläche des Munddaches betrachtet, sieht man die beiden Choanen am oralen Abfall des Orbitalgewölbes selbst liegen. Das Vomerfeld wird so sehr den Flächen der Seitennischen gleichgestellt, daß man ohne Kenntnis der jüngeren Stadien gar nicht glauben möchte, daß es früher die wichtige orale Abschlußwand des Mittelraumes war, ob-

wohl es immer noch über die anstoßenden Palatinwülste etwas dorsal gekrümmt emporsteigt. Der hintere Rand des Vomerfeldes springt wie eine Querfalte vor, überschattet die beiden Choanen und erzeugt dadurch eine scharfe Grenze gegen das Orbitalgewölbe.

Das Längenwachstum übt auf die Form der Seitennischen keinen Einfluß aus. Starre Oberlippe und äußerer Gebißwulst sind noch nicht deutlicher voneinander geschieden. An den Zahnleisten hängen erst ganz kleine Schmelzglocken. Das gleiche gilt für den inneren Gebißwulst.

2. Fremde Schilderungen.

Wenn ich nach der Bekanntgabe meiner eigenen Beobachtungen die in der Literatur vorliegenden Schilderungen desselben Objektes bespreche, so habe ich nur zwei Autoren, Born und Fuchs, zu erwähnen.

Die Untersuchungen Borns liegen mehr als 25 Jahre zurück in jener Zeit, als man eben begonnen hatte, die Technik der Schnittserien und der Rekonstruktionen für embryologische Studien auszunützen. Ich gebe ihren Inhalt etwas ausführlicher wieder, weil sie bisher die alleinige Quelle unsrer Kenntnisse waren und die neuen Mitteilungen von H. Fuchs in weitgehender Weise beeinflußt haben.

Born (1c, S. 194) beginnt mit der Beschreibung, wie sich an Köpfen von etwas über 4 mm Länge die Apertura externa und die primitive Choane trennt, indem sich der äußere Nasenfortsatz mit seiner Spitze und dem größten Teil seines Vorderrandes an die Außenfläche des inneren Nasenfortsatzes legt. Der Verschmelzung der Epithelien folgt binnen kurzer Zeit eine Verwachsung der bindegewebigen Grundlagen mit Verdrängung der trennenden Epithelschichten. Das vordere Ende des Oberkieferfortsatzes neigt sich ein wenig über das hintere Ende der primitiven Choanen nach innen, ebenso der Gaumenwulst des Oberkieferfortsatzes über die Fläche des Gaumens, so daß hier eine Art Rinne entsteht, welche die primitive Choane nach hinten fortsetzt.

Bei Köpfen bis zu 5 mm Länge schiebt sich das vordere Ende des Oberkieferfortsatzes allmählich unter dem äußeren Nasenfortsatz nach vorn gegen den inneren Nasenfortsatz und übernimmt die laterale Begrenzung der primitiven Choane. Die Innenfläche des Oberkieferfortsatzes legt sich von unten über die primitive Choane und das nachfolgende Stück der Gaumenfläche. Zugleich wird die primitive Choane enger. Hinter ihr entsteht durch die Überlagerung

der Gaumenleiste des Oberkieferfortsatzes eine kurze Rinne. Genau genommen kann man jetzt schon nicht mehr von einer primitiven Choanenspalte reden, da sich dieselbe in einen kurzen schrägen Gang verwandelt hat.

Bei Köpfen von 5—5,5 mm wird die von vorn nach hinten fortschreitende Verklebung der Choanenspalte merklicher. Der ziemlich hohe Gang, der von der Mundhöhle schräg nach aufwärts in die eigentliche Nasengrube führt, wird verlegt. Schon in den vorigen Stadien hatte sich der vor der Öffnung des Jacobsonschen Organs liegende Teil der Choanenspalte verschlossen; jetzt verlegt sich der Eingang in das Jacobsonsche Organ in der vorderen Hälfte selbst, indem eine diese Öffnung von oben her begrenzende Falte tiefer herabsteigt und mit der gegenüberliegenden Wand verschmilzt. Durch diesen Prozeß erhält auch der hintere muscheltragende Teil der Nasenhöhle einen festen Boden.

Der Verschluß schreitet ziemlich rasch von vorn nach hinten vorwärts. Der obere Rand der Öffnung, die aus dem Jacobsonschen Organ in die Choanenspalte führte, senkt sich tiefer herab und die denselben begrenzende, bisher freie Falte verschmilzt mit der gegenüberliegenden Wand.

Bei Köpfen von über 6 mm Länge schreitet die Verklebung der Choanenspalte sehr rasch nach rückwärts vor. Auch hinter dem Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs legt sich die Seitenwand desselben etwa in ihrer halben Höhe an die gegenüberliegende Wand an und verschmilzt mit derselben. Schließlich ist die Choanenspalte ein schräg nach rück- und abwärts steigender Gang, der neben dem hinteren Umfang des Jacobsonschen Organs herabführt und sich medialwärts in die Mundhöhle öffnet. Durch das Auswachsen einer queren horizontalen Falte aus dem hinteren Rande des Mittelfeldes und die seitliche Verbindung derselben mit dem Gaumenwulste fügt sich dieser absteigenden Choanenspalte ein an Länge zunehmendes, mehr horizontal nach hinten verlaufendes Stück an.

Die breite Scheidewand zwischen den Choanen wächst zuerst nach hinten aus; später bleibt sie zurück, so daß ein kurzer, gemeinschaftlicher Nasenrachenraum entsteht. Die beiderseitigen Nasenrachengänge konvergieren gegeneinander, bleiben aber anfangs durch eine Scheidewand voneinander getrennt; erst bei Köpfen von nahezu 8 mm Länge bleibt die Scheidewand zurück und das letzte, sehr kurze Ende ist ein gemeinsamer, in die Quere verbreiterter Nasenrachengang. Die definitive Choane ist ein weites, in einer

Frontalebene liegendes, quer gestelltes Loch, während die Choanen vorher zwei längsgerichtete, schmale, in der Horizontalebene gelegene Spalten waren.

Die Bildung der definitiven Choane ist bei den verschiedenen Saurierfamilien sehr verschieden; doch ist der Verschluß der ursprünglichen zur Nasengrube führenden Choanenspalte bei den Schlangen viel vollständiger als bei den Sauriern. Es bleibt bei *Tropidonotus* keine tiefe, von der Ausmündung des Jacobsonschen Organs zur definitiven Choane führende Rinne als Rest der zur Nasengrube führenden Spalte zurück, sondern die Jacobsonschen Organe münden auf der Gaumenfläche ganz für sich weit von der definitiven Choane aus. Die letztere wird bei Schlangen weiter rückwärts verlegt dadurch, daß sich hinten an die eigentliche Nasengrube je ein Nasenrachengang von ansehnlicher Länge anfügt. Bei *Lygosoma* fand Born eine ähnliche Verlängerung der Nasenhöhle, doch war der dort gebildete Nasenrachengang an der unteren Seite durch einen Längsschlitz aufgespalten.

Der andre Autor, der für unsre Frage noch in Betracht kommt, ist H. Fuchs (3b). Nach ihm verlaufen die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tropidonotus* in der gleichen Weise wie bei *Lacerta*. Anfangs erscheinen zwei verdickte Ectodermfelder der ventralen Fläche des Vorderkopfes. Sie senken sich bald in die Tiefe, so daß zwei langgestreckte Furchen oder Gruben entstehen, die hinten am Munddach auslaufen. Die Gruben vertiefen sich; ihre seitlichen Ränder wachsen ventral stärker hervor und bilden zwei Wülste, den lateralen und medialen Nasenfortsatz. Die Gruben öffnen sich der ganzen Länge nach ventralwärts. Indem der laterale Nasenfortsatz mit dem medialen Nasenfortsatz verschmilzt, wird eine Verwachsungsbrücke oder der primitive Gaumen geschaffen und die Nasengruben in die Nasenschläuche umgewandelt. Weil aber die Verschmelzung nicht über die ganze Länge der Nasenfortsätze erfolgt, so bleiben die entgegengesetzten Endpunkte der ursprünglichen Nasenfurche als äußeres Nasenloch und primitive Choane bestehen.

Auf Grund einer Serie durch einen Embryo mit entwickeltem Knorpelskelet, aber ohne Deckknochen gibt Fuchs an, daß später Vomerpolster und Oberkiefermassen ausgiebig miteinander verwachsen. Während bei jungen Embryonen die Choanenspalten sich ursprünglich von der Ausmündung des Jacobsonschen Organs über die ganze Muschelzone erstrecken und in ihrer ganzen Länge mit dem absteigenden Schenkel der Choanengänge zusammenhängen,

werde der Zugang zu den Nasenschläuchen hinter der Ausmündung der Jacobsonschen Organe verlegt, dadurch daß auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel Vomerpolster und Oberkiefermassen miteinander etwa auf ein Drittel der ganzen Länge der Nasenschläuche verwachsen. Dadurch werde die Choanenspalte zum Teil verschlossen und ihr vorderes und mittleres Drittel in eine Choanenrinne umgewandelt, welche den Ausführgang der Jacobsonschen Organe und den Tränengang aufnimmt und caudalwärts in die Choanen (im engeren Sinne) auslaufe.

Durch weitere Verwachsung zwischen Vomerpolster und Oberkiefermassen verschwinden auch die Choanenrinnen, bloß ihre vordersten Abschnitte in der Tiefe der Nasalmulde werden erhalten. Die Choanenspalten, welche Vomerpolster und Oberkiefer der ganzen Länge nach trennten, reichen dann nicht mehr bis zu der auf der Grenze zwischen Vomerpolster und prämaxillärem Gaumen liegenden Choanenpapille. Die hinteren Reste der primitiven Choanen dauern als definitive sog. sekundäre Choanen. Nur die Reste der Choanenrinnen, welche die Ausmündungen der Jacobsonschen Organe und die Tränengänge aufnehmen, sind übrig geblieben, stehen aber mit den definitiven sekundären Choanen in keiner Verbindung. Die bei den Embryonen gut ausgeprägte Nasalmulde wird verwischt, weil das Vomerpolster bzw. das Nasenseptum sich abwärts senkt und den Muldenraum verdrängt.

Fuchs charakterisiert zum Schlusse die Entwicklung des definitiven Munddaches von *Tropidonotus* durch folgende Momente: starke Abwärtswanderung des Nasenseptums verbunden mit Verdrängung der Nasalmulde und ausgiebiger Verwachsung des Vomerpolsters mit den Oberkiefern auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten, so daß von beiden nur caudale Reste übrig bleiben. Übereinstimmende Vorgänge habe er bei Schildkröten (*Chelone*, *Emys*) beschrieben. Auch die benachbarten Knochen bilden eine im Nasenseptum gelegene Knochenplatte, welche dem sog. knöchernen sekundären Gaumen der Schildkröten entspreche.

3. Kritik.

Nach den oben in Wort und Bild wiedergegebenen Modellen verschiedener und ziemlich gut aneinanderschließender Stadien des Munddaches kann ich die Schilderung, welche Born und Fuchs von der Verwachsung der Choanen und des Choanenganges gegeben haben, als unrichtig verwerfen. Ich lasse die erste Anlage der

Nasengrube sowie die Entstehung des äußeren Nasenloches und der primitiven Choanen hier außer Betracht, weil ich mich mit den jüngeren Stadien nicht eingehend beschäftigt habe, und opponiere bloß gegen die Darstellung von der weiter fortschreitenden Verwachsung der Choane. Dieselbe erhellt aus meinen Modellen keineswegs.

Born und Fuchs haben sich auf das reine Studium der Querschnittserien beschränkt und ermangeln darum der eindringlichen plastischen Kenntnis der Einzelheiten, welche für die Deutung des Vorgangs erforderlich ist. Besonders täuschten sie sich über die ursprüngliche Größe und das weitere Wachstum der Choanen. Meine Modelle zeigen mir unwiderleglich, daß die primitive Choane in der Entwicklungsperiode, wo das Jacobsonsche Organ noch als blasenförmige Ausstülpung an der Seitenwand des Nasenschlauches hängt, durchaus nicht eine lange Spalte, sondern ein sehr kleines Loch ist. Nach den Querschnitten berechnet sich ihre sagittale Länge auf 0,21 mm. Dieses Maß erfährt eine Verkleinerung, wenn die durch das Modell III (Taf. VIII, Fig. 5) illustrierte Umänderung erfolgt und das Jacobsonsche Organ vom Nasenschlauch abgetrennt wird. Dann sinkt die sagittale Länge der Choane auf 0,16 mm und beharrt auf dieser Größe in den nächstfolgenden Wachstumsstadien bis zu Modell I (Taf. VIII, Fig. 5—3 und 1). Wenn die von Fuchs so entschieden verteidigte Verwachsung von zwei Drittel der Choanenlänge stattfinden würde, so müßte zwischen der Jacobsonschen Mündung und der Choane eine Strecke von 0,14 mm liegen, während die Messung bloß eine Strecke von 0,08 mm wirkliche Länge ergibt. Diese Zahlen sind so minimal, daß niemand wohl die Behauptung von Fuchs wird ernstlich vertreten wollen.

Die Abgliederung des Jacobsonschen Organs von der medialen Wand des Nasenschlauches und die Bildung einer selbständigen Mündung desselben geschieht eben nicht durch Verwachsung des absteigenden Choanenganges und dessen hypothetisch in die Länge gestreckter Choane, sondern vermöge eines außerordentlich einfachen Vorganges von einem andern plastischen Charakter. An einigen Querschnittserien durch Embryonen des Modellstadiums Nr. II (Taf. VIII, Fig. 8) finde ich nämlich das Jacobsonsche Organ vom Nasenschlauch abgetrennt und durch eine flache, in das Mundepithel der Choanalwand des Mittelraumes eingesprengte Epithelleiste mit dem oralen Rand der Choane zusammenhängen. An andern Querschnittserien durch Embryonen von ziemlich gleicher Größe ist die Kontinuität der Epithelleiste durchbrochen und damit die Trennung der genetisch

eng zusammengehörigen Teile des Nasenschlauches endgültig besiegelt.

Ich erkläre die Schnittbilder durch folgende Vermutung. In einer gewissen Phase wird am Choanenende des Nasenschlauches, welchem ja die Anlage des Jacobsonschen Organs enge anhängt, eine aktive Umformung eintreten, so daß das Jacobsonsche Organ durch Wachstum oral vom Choanengang weggelagert wird. Nachdem die Abschiebung einigermaßen eingeleitet ist, wird weiteres Wachstum die Entfernung beider rasch steigern, während der Zusammenhang der Epithelien noch nicht gestört wird; daher die flache Verbindungsleiste zwischen Choane und Jacobsonschem Organ. Zugleich aber erfolgt die viel mehr einschneidende Umbildung des ursprünglichen Mittelraumes der Mundhöhle, wie ich sie oben nach den Modellen geschildert habe. Die orale Wand des Mittelraumes, welche Choane und Jacobsonsche Öffnung enthält, wird so abgeknickt (Taf. VIII, Fig. 5—3, 1), daß die Choane zeitlebens in die Orbitalmulde, die Jacobsonsche Öffnung in das Vomerfeld schauen. Wenn endlich die Leiste zwischen beiden Öffnungen schwindet, ist die Trennung vollzogen. Die Umbildung erfolgt bei Embryonen des Modellstadiums III von 6—6,5 mm *MSl* (Taf. VIII, Fig. 5). Eine weitere Verwachsung ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Größe der Choane bei den Embryonenvon 7, 8, 9 mm *MSl* (Taf. VIII, Fig. 4, 3, 1) unverrückt auf 0,16 mm stehen bleibt. Da aber der ganze Kopf aus der Kleinheit embryonaler Verhältnisse auf die Größe des ausschlüpfenden Tieres gehoben wird, nehmen die einzelnen Regionen, besonders die Strecke zwischen der Jacobsonschen Mündung und der Choane ständig zu. Dieselbe beträgt beim Embryo des Modell III 0,40 mm, beim Embryo des Modell IV 0,48 mm, beim Embryo des Modell V 0,92 mm und beim Embryo des Modell I 1,24 mm. Die Form der Modelle läßt nun sehr deutlich erkennen, daß das bedeutende Wachstum dieser Strecke zugleich mit der stärkeren Abmodellierung des Vomerfeldes (*vf*) und seines hinteren Randbogens (Taf. VIII, Fig. 4, 3, 1) erfolgt. Daher ist es ausgeschlossen, daß ihr ein besonderer Zuschuß durch Verwachsung der Choanen gegeben würde, wie man nach Fuchs annehmen soll.

Fuchs hat sich übrigens die Beweisführung sehr leicht gemacht. Er verweist auf 6 Schnitte aus der Serie eines Embryos mit entwickeltem Knorpelskelet (aber noch ohne Deckknochen) und sagt, auf einem Schnitt (3*b* Taf. VIII, Fig. 47) erscheinen Vomerpolster und Oberkiefermassen an der mit einem Stern bezeichneten Stelle ausgiebig

miteinander verwachsen. Früher hätten sich die Choanenspalten von der Jacobsonschen Mündung über die ganze Muschelzone erstreckt und an allen Stellen freien Zugang zu den Nasenschläuchen gehabt. Jetzt aber sei der Zugang zu den Nasenschläuchen verlegt dadurch, daß auf Kosten der absteigenden Choanengangschenkel Vomerpolster und Oberkiefer im vorderen und mittleren Drittel der Choanenspalten miteinander verwachsen wären. Man wird mit mir diese Art der Begründung tadeln. Es genügt doch wirklich nicht, eine weittragende Behauptung aufzustellen und dann auf einen einzigen Schnitt durch einen viel zu alten Embryo zu verweisen, an welchem man alles andre, bloß nicht den Prozeß der Verwachsung wahrnehmen kann. Da zwei Drittel des Choanenganges verlegt sein sollen, hätte Fuchs die ursprüngliche und die reducierte Länge desselben angeben müssen. Aber ich meine, wenn er sich die Mühe solcher Messungen und genauer Beobachtungen überhaupt genommen hätte, so würde er ganz andre Resultate gefunden haben.

II. Chrysemys marginata.

1. Fremde Untersuchungen.

Die Mund- und Nasenhöhle der Schildkröten ist bisher wenig beachtet worden. In der Literatur liegen nur drei Abhandlungen von Seydel, Voeltzkow und Fuchs vor.

Nach Seydel (1896) (9a S. 479) tritt in der Ontogenie von *Chrysemys* die Anlage des Nasenrachenganges (Ductus nasopharyngeus) als eine Rinne auf, die an das hintere, untere Ende der eingesenkten Riechgrube anschließt und am Mundhöhlendache ausläuft. Durch Verschmelzung ihrer Ränder wird die Rinne in einen Kanal umgewandelt. Der Vorgang schließt sich ganz kontinuierlich an die Bildung des Nasenhöhlenbodens an und schreitet von vorn nach hinten fort. Der Abschluß der Rinne erfolgt anfangs durch Weichteile; später beteiligen sich die Knochen durch Fortsatzbildungen an der Umwandung des Kanals.

Die Ausdehnung der Nasenhöhle im vertikalen Durchmesser bedingt eine Verschiebung des Nasenhöhlenbodens nach unten; hierdurch wird die Apertura interna in die fast vertikale Stellung übergeführt. Der Ductus nasopharyngeus kann als eine röhrenförmige Verlängerung der senkrecht gestellten und nach hinten gerichteten Apertura nasalis interna aufgefaßt werden.

Ausführlicher behandelte A. Voeltzkow (1903, 11b S. 185) die

Entwicklung der Nasenhöhle und des Gaumens der Schildkröten. Die flachen, relativ sehr großen Riechgruben treten an der Unterseite des Vorderhirns mit schwach aufgewulsteten Rändern auf. Wahrscheinlich geschieht die erste Anlage, indem sich der Boden der Nasengrube durch lokale Wucherung des Ectoderms nach innen senkt; die weitere Verlagerung in die Tiefe erfolgt jedoch durch Aufwulstung der Randpartien.

Dann erheben sich die Grubenränder. Die Nasenhöhlen werden größer und nehmen eine längliche Gestalt an infolge des stärkeren Hervortretens des Stirnfortsatzes, wodurch der innere Rand der Nasengruben nach vorn und innen und schließlich in eine Spitze ausgezogen wird. Nunmehr kann man von einem äußeren und inneren Nasenfortsatz sprechen.

Während der weiteren Entwicklung beteiligt sich an der Begrenzung der Nasengrube nicht mehr der äußere Nasenfortsatz allein, sondern auch der vorgeschobene Oberkieferfortsatz, welcher endlich den Abschluß der vorher rinnenförmig nach unten geöffneten Nasenspalte bewirkt, indem er sich von innen und unten an den inneren und äußeren Nasenfortsatz anlagert. Der Verschluß durch den Oberkieferfortsatz ist aber nur von kurzer Dauer. Bald erfolgt der endgültige Verschluß dadurch, daß die unteren Teile des lateralen und medialen Nasenfortsatzes miteinander verschmelzen. Durch raschere Entwicklung der Nasenwülste wird der Stirnfortsatz mehr und mehr zurückgedrängt. Die inneren Nasenfortsätze berühren sich mit ihren äußeren Teilen, verschmelzen und schließen so die erheblich in die Länge gestreckte Nasenhöhle nach unten ab.

Die einfache Nasenspalte wird also von vorn nach hinten durch Aneinanderlegen des lateralen und medialen Nasenfortsatzes verschlossen und zerfällt in die beiden Öffnungen: Apertura nasalis externa am Gesicht und die primitive Choane in der Mundhöhle. Der Mund selbst nimmt die Form eines Dreiecks an, dessen Seiten von dem Oberkiefer, dessen Spitze von den vereinigten Nasenfortsätzen gebildet ist. Die früher an der Unterfläche des Kopfes befindlichen äußeren Nasenöffnungen rücken allmählich vor, gelangen auf die Oberseite und bleiben von nun an nahe dem Ende der Schnauze.

Die erste Anlage des primitiven Gaumens erfolgt durch die Verschmelzung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes. Erst sekundär tritt der Oberkieferfortsatz in Beziehung dazu, indem er sich vorschiebt, bis er den Nasenfortsatz erreicht und damit zur Bildung der Oberlippe und des Gaumens beiträgt.

Der harte Gaumen bildet sich dadurch, daß sich an den unpaaren Vomer von beiden Seiten die Verbreiterungen der Maxillaria und Palatina anschmiegen. Dadurch werden die Choanen mehr und mehr nach hinten verlegt. Bei andern Cheloniern, (z. B. *Testudo, Emys, Trionyx*), ist nach Busch nur ein weicher Gaumen vorhanden.

Der Aufsatz von H. Fuchs (1907, 3a S. 446) wiederholt im allgemeinen die Darstellung Voeltzkows über die Bildung des sog. sekundären Gaumens, sowie die Schicksale der primitiven Choane. Durch Einsenken des mit verdicktem Epithel versehenen Riechfeldes entstehen die ventralwärts offenen Nasenfurchen oder Nasenmundrinnen an der ventralen Seite des Vorderkopfes. Sie führen nach hinten und enden am Dache der Mundhöhle. Indem ihre Seitenränder stärker nach unten wachsen, werden die lateralen und medialen Nasenfortsätze gebildet. Hinten werden die Nasenfurchen durch die vordersten Abschnitte der Oberkieferfortsätze begrenzt.

Durch Verwachsung des lateralen und medialen Nasenfortsatzes werden die Nasenfurchen teilweise verschlossen, so daß der primitive oder prämaxillare Gaumen, sowie ein Nasengang mit einer äußeren Nasenöffnung und der primitiven Choane entsteht.

Der Oberkieferfortsatz beteiligt sich auf keinen Fall an der Bildung des primitiven Gaumens. In der Folge der Serie nimmt der Oberkieferfortsatz immer mehr an Umfang zu, die lateralen Nasenfortsätze dagegen ab; beide sind deutlich gegeneinander abgegrenzt. Erst am hinteren Ende des primitiven Gaumens ist der laterale Nasenfortsatz nahezu verschwunden und durch den Oberkieferfortsatz ersetzt, welcher die hinter dem primitiven Gaumen beginnende primitive Choane lateral begrenzt. Die beiden primitiven Choanen sind sagittal lang ausgezogene Schlitze der Mundhöhle, welche rückwärts allmählich auslaufen und vorn an die als Rinne kenntliche Verwachsungsstelle der Nasenfortsätze (an der Mundseite des primitiven Gaumens) stoßen. Medial wird die Choane durch das Vomerpolster, den untersten Abschnitt des Nasenseptums begrenzt. Zwischen den hintersten Teilen der an der Mundseite des primitiven Gaumens hinziehenden Rinne befindet sich ein kleiner Vorsprung des Vomerpolsters, Papilla palatina.

Bei einem etwas älteren *Emys*-Embryo entsteht der sekundäre Gaumen durch Verwachsung der medialen Seite des Oberkieferfortsatzes mit dem untersten Abschnitt des Nasenseptums. Zuerst verklebt nur das Epithel der zur Berührung ein-

ander genäherten Bezirke, später wird die Epithelbrücke vom Mesenchym durchbrochen. Vomerpolster und Oberkieferfortsatz sind längs der Verwachsungsstelle durch eine von vorn nach hinten verlaufende Rinne getrennt, welche sich in die Verwachsungsrinne am primitiven Gaumen fortsetzt. Demnach erscheint der sekundäre Gaumen als eine Fortsetzung des primitiven Gaumens.

Die primitiven Choanen werden durch die Bildung des sekundären Gaumens großenteils gegen die Mundhöhle verschlossen, aber die Verwachsung erreicht niemals das hintere Ende der primitiven Choanen. Daher bleiben ihre hintersten Abschnitte offen und werden zu den definitiven sekundären Choanen. Die sekundären Choanen sind also die Reste der primitiven Choanen, welche von der Verwachsung nicht ergriffen wurden; denn die Papilla palatina liegt beim älteren Embryo immer noch zwischen den hintersten Abschnitten der Choanen. Die Teile der Nasenschläuche, welche sich früher mittels der primitiven Choanen am Munddach öffneten, sind durch den sekundären Gaumen gegen die Mundhöhle abgeschlossen worden und stellen die sog. Choanengänge vor.

Das Vomerpolster bildet im Verein mit dem primitiven Gaumen nicht nur das primitive Munddach, sondern liegt auch am sekundären Munddach frei zutage.

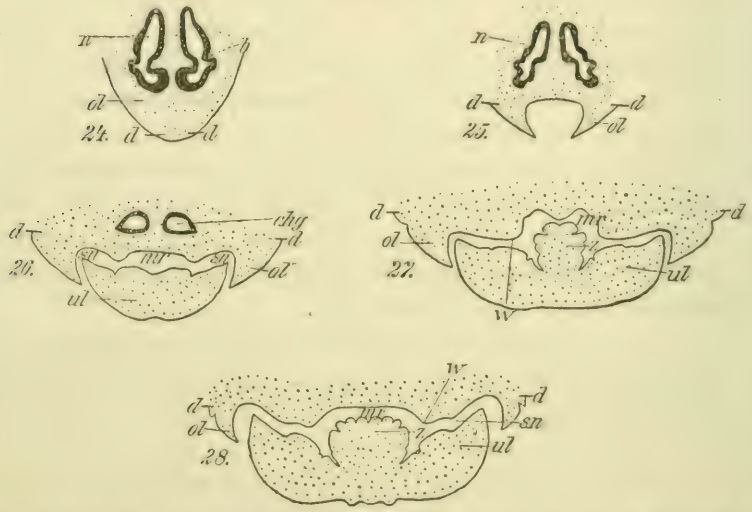
2. Eigene Beobachtungen und Kritik.

Modell VI (Taf. VIII, Fig. 10). Die hufeisenförmige Mundspalte wird von Hornlippen umfaßt. Die Mundwinkel liegen wenig hinter den Augen. Die von stark verhorntem Epithel bekleidete Oberlippe (*ol*) = oberer Hornschnabel besitzt eine scharf schneidende Ventralkante und überragt die Außenfläche der verhornten Unterlippe. Der mediane Teil der Oberlippe ist in einen kurzen Vorsprung (Schnabelspitze) ausgezogen.

Die niedrige Mundhöhle (Fig. 26—28) zeigt wenig Reliefverschiedenheiten. Man kann wieder den Mittelraum (*mr*) und die lateralen Seitennischen (*sn*) unterscheiden. Die Seitennischen sind sehr flach und wenig schräg geneigt. Nahe der Mundspalte wölben sie sich dorsal und steigen steil gegen die scharfe Kante der Oberlippe abwärts (Fig. 27). Das Nischendach bildet dicht an dem im Querschnitt \/ förmigen Rand der Oberlippe eine Kehlrinne, in welcher die scharfe Kante der Unterlippe bei der Ruhe verborgen ist.

Der Mittelraum ist flach und durch einen ziemlich unbedeutenden Wulst (*w*) gegen die Seitennischen abgegrenzt. Der Wulst wird nach hinten etwas deutlicher, weil die Seitennischen dicht hinter dem Mundwinkel dorsal stärker emporgewölbt sind. An der vorderen sehr niedrigen Wand des flachen Mittelraumes (Taf. VIII, Fig. 10) liegen die beiden Choanen (*ch*), getrennt durch einen schmalen Mittelpfeiler (*pf*). Der vor dem Mittelraum befindliche Teil des Munddaches ist ohne

Fig. 24—28.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines Embryo von *Chrysemys marginata* (18 mm Rückenschild). Vergr. 7,5/1.

Abstand der Schnitte: 24—25 = 540 μ Abstand der Schnitte: 26—27 = 600 μ
25—26 = 1080 μ 27—28 = 420 μ

b Furche an der Seitenwand des Nasenschlauches; *chg* Choanengang; *dd* Definierebene; *mr* Mittelraum; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe; *sn* Seitennische; *ul* Unterlippe; *w* Grenzwulst des Orbitalgewölbes gegen die Seitennische; *z* Zunge.

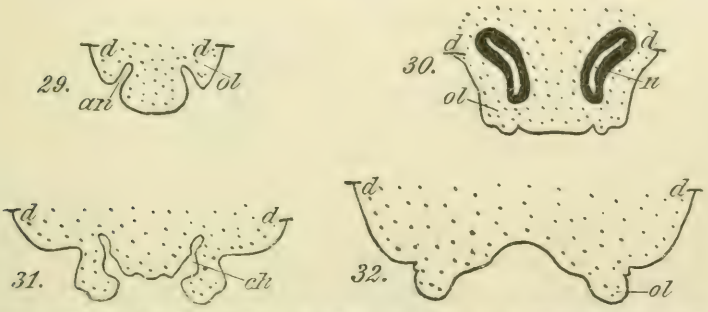
weitere Differenzierung. Daher setzt sich hier der Mittelraum deutlich ab, während er gegen den Rachen verflacht. Vom Mundboden ragt die plumpe Zunge in die Lichtung des Mittelraumes (Fig. 28) ein.

Die Nasenschläuche zeigen sich als schmale, lateral komprimierte, aber dorso-ventral stark erhöhte Säcke (Fig. 24, 25). Sie sind schräg gestellt, so daß ihre dorsalen Kanten median nahe zusammenstehen, während der ventrale Boden der Nasenschläuche größeren transversalen Abstand zeigt. Sie beginnen an den äußeren Nasenlöchern mit rundlichem Querschnitte, erweitern sich aber sehr bald zu hohen schmalen Säcken. An der lateralen Wand (Fig. 24)

trennt eine seichte Furche (*b*) einen niedrigen ventralen und einen höheren dorsalen Teil ab. Man könnte den unteren als Aulaxnische, den oberen als Stammteil deuten. Nahe den Choanen ist am hintersten Abschnitt des Nasenschlauches eine schmale und kurze Seitentasche zu beobachten, welche man als einen schwach entwickelten Sakter auffassen könnte.

Modell VII, (Taf. VIII, Fig. 11). Bei dem jüngeren Embryo sind die einfachen Verhältnisse der Mundhöhle noch einfacher. Das Munddach ist außen umrahmt von den Wülsten der Oberlippe (*ol*), zwischen denen median ein kleiner Höcker (*mh*) auffällt. Von dem äußeren Rande der Oberlippe steigt das Munddach dorsal an, so daß

Fig. 29—32.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines jüngeren Embryo von *Chrysemys marginata*. Vergrößerung 15/1.
Abstand der Schnitte: 29—30 = 330 μ
30—31 = 240 μ
31—32 = 630 μ
an äußeres Nasenloch; *ch* Choane; *dd* Definierebene; *n* Nasenschlauch; *ol* Oberlippe.

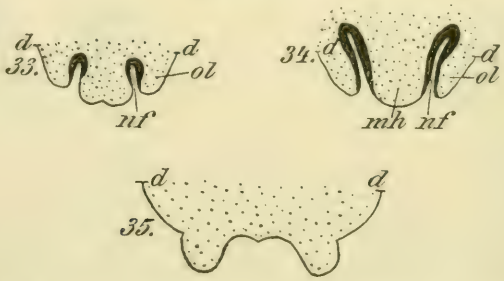
ein niedriger, breiter, flacher Mittelraum (Fig. 32) entsteht, in dessen vorderes Ende (Fig. 31) die Choanen einmünden. Die Seitennischen sind noch nicht angelegt; der schräg von dem Rande des Mittelraumes absteigende Streifen des Munddaches wird das Material für die Entfaltung der Seitennischen liefern.

Die Nasenschläuche sind gleichfalls schmale, lateral komprimierte, aber dorso-ventral stark erhöhte Säcke, welche schräg im Kopfmesoderm liegen (Fig. 30). Ihre mediale Wand ist konvex gegen den Ethmoidalknorpel gekrümmt. Die Nasenschläuche sind bereits von dem Mundhöhlenepithel abgeschnürt. Gegen die äußere Nasenöffnung zeigt sich eine ventrale Erweiterung ihres Lumens.

Ich beschreibe endlich das Wachsmodell eines jungen Embryo, das die erste Ausgestaltung des Munddaches vorstellt (Taf. VIII, Fig. 12). Bei demselben liegen, wie bereits Seydel, Voeltzkow und Fuchs

angegeben haben, am vorderen Ende des Kopfes zwei schmale Schlitze (*nf*) beiderseits von einem medianen Höcker (*mh*). Das sind die Eingangsöffnungen in die hohen, sagittal kurzen Nasenschläuche, welche schon lateral abgekrümmt sind (Fig. 33—34). Das Modell eines andern Embryo, das ich nicht photographiert habe, zeigt, daß mit dem Breitenwachstum des Munddaches die Nasenschlitze etwas in die Länge wachsen und durch Zusammenbiegen ihrer Begrenzungsränder ungefähr in der Mitte ihrer Länge in zwei gesonderte Öffnungen zerlegt werden: äußeres Nasenloch und Choane. Bei diesem Embryo ist der Mittelraum des Munddaches stark dorsal gewölbt und zu beiden Seiten eingerahmt von den Oberlippen-

Fig. 33—35.



Querschnitte durch die Mundrachenhöhle eines Embryo von *Chrysemys marginata* (3,5 mm *MSt*). Vergrößerung 15/1.

Abstand der Schnitte: 33—34 = 150 μ
34—35 = 420 μ

dd Definierebene; *nf* Nasenfurche; *mh* Mittelhöcker; *ol* Oberlippe.

wülsten. Die vordere Wand des Mittelraumes, an welcher die Choanen liegen, fällt schräg gegen den medianen Höcker zwischen den Oberlippenwülsten ab.

An diesem Modelle kann ich mich nicht davon überzeugen, daß die Behauptung der drei Autoren recht sei, der Nasenschlitz wachse in die Länge und werde durch weitere Verwachsung wieder kleiner gemacht. Denn wenn man das Modell VII (Taf. VIII, Fig. 11) betrachtet, so kann man eigentlich nur konstatieren, daß die durch die früher erfolgte Verwachsung gebildete schmale Brücke (*br*) zwischen dem äußeren Nasenloch und der Choane durch eigene Wachstumsenergie sagittal länger wurde, aber nicht dadurch, daß die Choane sagittal ausgezogen und sekundär durch Verschmelzung ihres medialen und lateralen Randes wieder verkürzt wurde, wie Fuchs es angibt. Die Nasenschläuche hängen mit dem Ectoderm nur am äußeren

Nasenloch bzw. der Choane zusammen und sind oberhalb der Zwischenbrücke vom Ectoderm geschieden. Keine Besonderheit der Schnitte deutet darauf hin, daß ein Verwachsungsprozeß in diesem Stadium spielt. Auch der Umstand, daß der Mittelraum bei dem Embryo des Modelles VII schon seine dorsale Krümmung deutlich ausbildet und sich gegen die seitlichen Randwülste, welche die Anlage der Oberlippe und des Daches der Seitennischen darstellen, scharf absetzt, spricht nicht dafür, daß die Choanen sich nach rückwärts verlängern und sekundär verwachsen. Ich bin vielmehr der Meinung, die Choanen sind gebildet, nachdem die Verklebung in der Mitte des Nasenschlitzes erfolgt ist. Damit ist die morphologische Grenze sowohl für das hintere Ende des Nasenschlauches als auch für die orale Wand des Mittelraumes festgelegt, und die Vergrößerung einerseits des Nasenschlauches, andrerseits des sog. prämaxillären Gaumens erfolgt durch eigene Wachstumsenergie. Jedenfalls ist diese Auffassung einfacher und ungezwungener als die Angabe von Fuchs, daß die Choanen sagittal lang ausgezogene Schlitze der Mundhöhle seien und durch Verwachsung der medialen Flächen der Oberkieferfortsätze mit dem untersten Abschnitt des Nasenseptums verlegt würden, bis endlich nur ihre hintersten Abschnitte offenbleiben, welche von Fuchs »definitive sekundäre Choanen« genannt werden, Für die fortdauernde Verlängerung und Verwachsung der Choanen hat übrigens Fuchs keine Beweise beigebracht, und ich glaube, wenn er Rekonstruktionsmodelle seiner Schnittserien ausgeführt hätte, so würde er die Behauptung von der sagittal lang ausgezogenen Schlitzform der Choanen nicht ausgesprochen haben; denn an meinen Modellen zeigen die hinteren Öffnungen des Nasenschlauches eine rundlich-ovale Gestalt. Aber sie besitzen in keiner Weise die Eigenschaft, sagittal besonders ausgedehnt zu sein.

Nur das Modell VII (Taf. VIII, Fig. 12) des jüngsten Embryos zeigt langgestreckte Nasenschlitze. Aber bei der Betrachtung desselben ist wohl zu beachten, daß die langgestreckten Schlitze an dem Wachsmodell oder an seiner Abbildung (Taf. VIII, Fig. 12) abgelesen werden und daß man das in Wirklichkeit herrschende Verhältnis erst erfaßt, wenn man die bedeutende Vergrößerung berücksichtigt, bei welcher das Modell ausgeführt wurde. Die wahre Länge des Schlitzes beträgt 0,51 mm. Das ist eine so kurze Strecke, daß man wirklich keinen lang andauernden Verwachsungsprozeß anzunehmen braucht. Da auf das Stadium des Modelles VIII der Zustand des Modelles VII (Taf. VIII, Fig. 11) folgt, dessen Choane

bereits am vorderen Ende des Mittelraumes liegt, so sehe ich nicht ein, wie später eine Verlängerung der Choanenöffnung und ihr sekundärer Verschluß erfolgen sollte. Die Lagebeziehungen der Choane zum Oberlippenwulst und dem Auge stimmen in beiden Modellen ziemlich überein, jedenfalls gewährt das durch die Modelle dargestellte Relief des Munddaches kein Recht, eine wesentliche Ausdehnung der Choane nach hinten zu vermuten. Mir scheint der Herd lebhaften Wachstums nicht hinter den Choanen, sondern vor denselben zu liegen. Denn durch ausgiebiges Wachstum vor den Choanen kann allein der Zustand des Modell VII herbeigeführt worden sein, wo Choane und äußeres Nasenloch durch einen breiten Streifen des Munddaches und der Schnabelfläche getrennt sind und der mediane Höcker viel stärker entfaltet ist.

Da die Autoren immer von dem lateralen und medialen Nasenfortsatz, sowie dem Oberkieferfortsatz und ihrer Verwachsung sprechen, so will ich an dieser Stelle nachdrücklichst betonen, daß mir für diese Bezeichnungen kein Grund vorzuliegen scheint. Ich sehe an den Modellen lediglich zwei niedrige Wülste längs des Randes des Munddaches ziehen, das sind die Anlagen der zum Hornschnabel verhärtenden Oberlippe. Dieselben liegen am Modell VIII so weit vom medianen Höcker und dem inneren Rand der Choanen entfernt, daß es mir ausgeschlossen erscheint, als könnte, wie Fuchs meint, ihre mediale Seite mit dem untersten Abschnitte des Nasenseptums verwachsen.

Der Ausdruck »lateraler und medialer Nasenfortsatz« sollte künftig aufgegeben werden. Denn es scheint mir unzulässig zu sein, daß man den Rand der einfachen Öffnung des Nasenschlauches mit diesen Namen belegt. Die Öffnung ist bloß einen halben Millimeter lang und ihr Rand ist in Wirklichkeit, wenn man das mikroskopische Bild durch die Vergrößerungszahl dividiert, außerordentlich niedrig.

Endlich sehe ich keinen Grund ein, weshalb man mit Fuchs annehmen sollte, die Choanengänge seien Teile der Nasenschläuche, welche sich früher durch die primitiven Choanen öffneten und später durch Verwachsung abgeschlossen wurden. Nach genauer Erwägung der Modelle stelle ich die Behauptung entgegen, daß die Choanengänge von allem Anfange an Abschnitte der Nasenschläuche in unmittelbarer Nachbarschaft der Choanen sind und sich mit dem Größenwachstum der Nasenschläuche allmählich aus deren Wand herausgestalten, ohne daß irgendwie eine Verwachsung notwendig

wäre. Je länger ich über die Angaben von Fuchs nachgedacht habe, desto mehr wurde ich davon überzeugt, daß Fuchs die Kleinheit der Embryonen, bei welchen die prinzipielle Ausbildung der Nasenschläuche mit den für die Schildkröten charakteristischen Eigenschaften erfolgt, nicht gebührend berücksichtigt hat. Es sind in der Tat außerordentlich winzige Reliefveränderungen, welche den Fortschritt zum definitiven Zustand anbahnen.

Wenn man die tatsächlichen Angaben in der Beweisführung von H. Fuchs genauer in Betracht zieht, so erkennt man, daß die Behauptung von der besonderen Art der Entwicklung des sekundären Gaumens bei den Schildkröten ganz in der Luft schwebt. Fuchs bildet die Serie eines jüngeren Embryo von *Emys lutaria* (3a, Taf. XXII, Fig. 1—43) und die Serie eines etwas älteren Embryo (3a, Taf. XXIII, Fig. 1—41) ab, um an denselben die Entwicklung des primitiven und des sekundären Gaumens zu besprechen. Die erste Serie zeigt die Querschnitte durch den einfachen Nasenschlauch, der bereits das äußere Nasenloch und die Choane besitzt und zwischen beiden (das sind 16 Schnitte, Fig. 13—28) durch ein niedriges Epithelseptum mit dem Ectoderm zusammenhängt.

Die zweite Serie (3a, Taf. XXIII, Fig. 1—41) zeigt den Nasenschlauch zwischen äußerem Nasenloch und Choane vom Ectoderm durchweg abgetrennt. In der Erklärung dieser Serie behauptet Fuchs, bei Schnitt 18 bzw. 21 liege die Grenze des primitiven Gaumens. Hier habe bei dem jüngeren Embryo die primitive Choane begonnen. An dieser Serie aber sei sie bis Schnitt 28 bzw. 31 durch den sekundären Gaumen verschlossen. Mit aller Bestimmtheit lasse sich aus der Serie entnehmen, daß die mediale Seite des Oberkieferfortsatzes mit dem Vomerpolster, dem unteren Abschnitt des Nasenseptums, verwachsen sei.

Die Zählung der Schnitte ergibt, daß die Entfernung vom hinteren Ende des Nasenloches (Schnitt 9, bzw. 10) bis zum vorderen Rande der Choane (Schnitt 28, bzw. 31) 20 Schnittdicken zu 20 μ beträgt, während bei der ersten Serie 16 Schnitte zu 15 μ zwischen beide Grenzpunkte fallen. Es ist also der Abstand um 160 μ größer geworden.

Die Schnittbilder selbst geben keinen Anlaß, einen Verwachsungsprozeß anzunehmen. Man sieht bloß, daß Fuchs auf 5 Zeichnungen (Schnitt 13—17) in den Raum zwischen den Nasenschläuchen und Ectoderm den Namen »primärer Gaumen« (*pr. g.*) und auf 8 Zeichnungen (Schnitt 18—25) die Bezeichnung, »sekundärer Gaumen« (*s. G.*)

eingeschrieben hat. Wenn man den Gründen nachfragt, so erfährt man, daß der Oberkieferfortsatz das diagnostische Merkmal für die Bewertung des unterhalb der Nasenschläuche liegenden Bezirks als sekundärer Gaumen ist. Fuchs behandelt die Oberkieferfortsätze als bestimmte Größen, welche beim jüngeren Embryo die primitive Choane hinter dem primitiven Gaumen lateralwärts begrenzen, während ihre mediale Begrenzung durch den untersten Abschnitt des Nasenseptums geschieht.

In der zweiten Serie seien die Oberkieferfortsätze noch weiter nach vorn gewachsen auf der lateralen Seite der lateralen Nasenfortsätze und weiter hinten mit dem Vomerpolster verwachsen. In der Tat sieht man jedoch an den Schnittbildern keine Spur einer Verwachsung, sondern genau so wie an meinem Modell (Taf. VIII, Fig. 11) eine seichte Furche, welche den Oberlippenwulst von dem Mittelhöcker (= Vomerpolster, Fuchs) absetzt. In den Schnitten 8—16 (3*a*, Taf. XXIII) ist lateral davon noch eine viel seichtere Einfurchung; diese betrachtet Fuchs als eine Marke, um vom Oberkieferfortsatz den lateralen Nasenfortsatz zu unterscheiden.

Ich halte es überhaupt für mißlich, den Oberkieferfortsatz als ein eigenes morphologisches Element anzusehen. Denn er ist lediglich eine Differenzierung der äußeren Oberfläche und wird mit Rücksicht auf die späteren Ereignisse besser nicht »Fortsatz«, sondern »Oberlippenwulst« genannt. Auf Schnitten seine Ausdehnung im Mesoderm anzugeben, ist aber ganz ausgeschlossen, und noch weniger kann man von einer Verwachsung des Oberkieferfortsatzes sprechen. Ich behaupte daher, daß Fuchs keinen zwingenden Beweis für den Verschluß der primitiven Choanen durch die Beschreibung zweier Schnittserien erbracht hat. Damit fallen aber seine theoretischen Erörterungen zusammen!

III. Historische Übersicht.

1. Ältere Lehre.

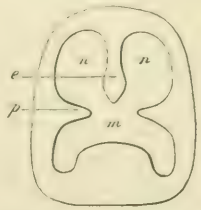
Die meisten der neueren Abhandlungen, welche das Munddach der Reptilien betreffen, speziell die Arbeiten von Busch, Mihalkovics, Göppert, Voeltzkow sind von theoretischen, aus älteren Zeiten stammenden Gesichtspunkten beherrscht und schließen sich unbedingt den Gedankengängen an, welche z. B. in den Lehrbüchern von Gegenbaur (1878) und Wiedersheim (1886) dargelegt sind. Ich erinnere daher zuerst an den Wortlaut der einschlägigen Stellen:

Gegenbaur (4, S. 571): »Die sekundäre Nasenhöhle und die sekundäre Mundhöhle wird durch eine Differenzierung der primitiven Mundhöhle gebildet.

Der dahinter gelegene, nicht in diesen Vorgang mit eingezogene Rest der primitiven Mundhöhle stellt den Pharynx vor.

Durch horizontale Leisten oder Fortsätze, die vom Oberkieferfortsatz des ersten Bogens ausgehen, wird allmählich eine die primitive Mundhöhle in zwei Etagen teilende Platte gebildet, der Gaumen. Dieser bildet für den oberen Raum, also für die Nasenhöhle, den Boden und für den unteren das Dach. Indem die Nasenscheidewand diese Gaumenplatte erreicht, sondert sie zwei Nasenhöhlen voneinander und in jede mündet nunmehr der Nasenkanal aus, dessen äußere Öffnung mit jener der Nasenhöhle zusammenfällt. Die durch die Gaumenplatte von der Mundhöhle und durch die senkrechte Nasenscheidewand voneinander getrennten hinteren Öffnungen, Choanen der Nasenhöhlen, münden in den Pharynx ein.

Fig. 36.



Schematische Darstellung der Sonderung der primitiven Mundhöhle nach C. Gegenbaur.
e Nasenscheidewand; *m* sekundäre Mundhöhle; *n* Nasenhöhle; *p* Gaumenplatten.

Das Verhalten dieser Gaumenplatten repräsentiert sehr verschiedene Stadien. Bei Schlangen, Sauriern und Vögeln ist jener Scheidungsvorgang minder vollständig; die Choanen erscheinen als eine Längsspalte, indem die Gaumenfortsätze nur vorne einander erreichen, nach hinten zu aber voneinander getrennt bleiben. Bei den Krokodilen sind sie am weitesten nach hinten gerückt; wie bei den Säugetieren öffnen sie sich nicht mehr in die sekundäre Mundhöhle, sondern in den Pharynx.«

(4, S. 484): »Die bei Fischen zur Seite der Schädelbasis aufgetretenen Knochen gelangen gegen die Medianebene, so daß die Schädelbasis von der Begrenzung mehr oder minder ausgeschlossen wird. Die bei den Amphibien dicht am Vorderrande des Schädels in die Mundhöhlen führenden Nasenhöhlen zeigen ihre innere Öffnung bei den Reptilien immer weiter nach hinten gelagert, indem horizontale Fortsätze von Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein allmählich vor ihnen in mediane Verbindung gelangen. Diese Veränderungen sind am wenigsten bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln entwickelt, mehr bei Schildkröten und am vollkommensten bei Krokodilen.«

R. Wiedersheim (12, S. 144 u. 482) äußert in seiner vergleichenden Anatomie durchaus übereinstimmende Gedanken. Durch die Bildung eines eigentlichen Gaumens erfolgt eine Scheidung der primitiven Mundhöhle in ein oberes, durch ein Septum in zwei Seitenhälften zerfallendes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine sekundäre oder definitive Mundhöhle.

Bei Amphibien und auch noch bei Ophidiern und Lacertiliern legen sich die beiden Oberkieferhälften unter Bildung von Gaumenfortsätzen einfach an die Seite der Schädelbasis bzw. des an der betreffenden Stelle sich befindenden Vomers oder Palatinums und formieren (mit diesen und der ganzen Schädelbasis in einem Niveau liegend) ein einfaches Gaumendach, dessen vordere Partie zugleich als Boden der Nasenhöhle fungiert und die Choanen umschließt. Indem nun beim Krokodil die Gaumenfortsätze der Maxillaria und weiter hinten die Palatina und Flügelbeine in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammentreten, entsteht ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöhle abschließendes zweites Dach des Cavum oris. Der zwischen letzterem und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der

Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenziert erscheint und deren Choanen sich infolge davon gewissermaßen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen.

Wie die vergleichend-anatomischen Betrachtungen in der 7. und 8. Dekade des 19. Jahrhunderts von dem Bestreben beherrscht waren, die Eigenschaften der Reptilien mit denen der Säuger in phylogenetischen Zusammenhang zu setzen, so sind auch die entwicklungsgeschichtlichen Studien von G. Born (1a, S. 65) nach dem gleichen Ziele gerichtet. Derselbe wies schon 1878 auf Ähnlichkeiten der embryonalen Entwicklung bei Säugern und Sauriern hin und äußerte eine bis zum heutigen Tage festgehaltene Meinung.

Auf einem bestimmten Stadium kommunizieren bei Säugern und Sauriern die eigentlichen Riechgruben durch je einen engen Schlitz (= die ziemlich langen primitiven Gaumenspalten Dursys) mit der primitiven Mundhöhle. Das Jacobsonsche Organ öffnet sich in den vordersten Teil der Spalte. Mit dem raschen Längenwachstum der Nasenhöhlen schließt sich bei *Lacerta* der obere Rand des Schlitzes vom vorderen Ende nach hinten durch Verwachsung. So werde das Lumen des Schlitzes von der Nasenhöhle abgetrennt und zur Mundhöhle geschlagen. Um das vorderste Ende sei die Verwachsung am weitesten ausgedehnt, so daß die Öffnung des Jacobsonschen Organs nicht bloß von der Nasenhöhle abgeschlossen, sondern auch aus der ursprünglichen Richtung nach unten eingestellt werde. Die Öffnung des Tränenkanals werde weit nach hinten bis in die Gegend der späteren Choanen verlegt.

Im folgenden Jahre 1879 entwarf Born (1b, S. 77) ein genaueres Bild seiner Beobachtungen: Bei den jüngsten Embryonen von *Lacerta agilis* öffne sich die Nasenhöhle in einer verhältnismäßig langen Spalte Nasenspalte oder primitive Gaumenspalte), die von der vorderen Fläche des Gesichts auf die Gaumenfläche übergreift. Am Gesicht ist sie von aufgewulsteten Rändern umgeben, dem inneren und äußeren Nasenfortsatz. Der Oberkieferfortsatz ist anfänglich von der Nasenspalte weit entfernt, aber bald legt sich sein kolbiger, vorderster Teil über das etwas erweiterte Gaumenende der Nasenspalte.

Auf dem nächsten Stadium wird der mittlere Teil der Nasenspalte verlegt, indem die winklig vorspringende Mitte des äußeren Nasenfortsatzes sich etwa in der Höhe der Öffnung des Jacobsonschen Organs an den medialen Rand der Nasenspalte anlegt und mit ihm verschmilzt. Damit zerfällt die vorher einfache Nasenspalte in zwei Öffnungen: Apertura nasalis externa am Gesicht und die primitive Choane. Der Oberkieferfortsatz entwickelt sich rasch bis zum vorderen Ende der Choane, wölbt sich in diese Spalte hinein und unter derselben hinweg, so daß er sie von unten her fast ganz verdeckt. Dieser vorgewölbte Teil ist als erste Andeutung der Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes aufzufassen. Born legt im Gegensatz zu seinen Zeitgenossen Gewicht darauf, daß nicht der äußere Nasenfortsatz, sondern die Spitze des Oberkieferfortsatzes mit dem inneren Nasenfortsatz vereinigt wird. Dann schreitet die Verlegung der primitiven Choane nach hinten fort, und zwar so, daß nur der vordere Teil des Choanenschlitzes offen bleibt und zu der Spalte im Boden des Jacobsonschen Organs führt; davor, darüber und dahinter bis zum oberen Rande des Jacobsonschen Organs und an der Seitenwand bis zum unteren Rande des Muschelwulstes erfolgt eine vollständige Verschmelzung. Sobald die Choane bis zum hinteren Rande des Jacobsonschen Organs verlegt ist, bleibt ein größerer Teil der schräg aufsteigenden Choanenspalte, der sich beinahe unter der ganzen eigentlichen Nasenhöhle

erstreckt, gegen die Mundhöhle rinnenartig offen. Ein Teil der Choanenspalte wird von der Nasenhöhle abgeschnürt und zur Mundhöhle bezogen (Embryonen von 31 mm Länge).

Der bei *Lacerta* gangartige Rest der Choanenspalte, welcher ringsum abgeschlossen zum Jacobsonschen Organ führt, wird aus seiner ursprünglich schräg nach außen aufsteigenden Richtung durch den Gaumenfortsatz abgedrängt. Hinter dem Jacobsonschen Organ findet nur ein Verschluß, keine Verlegung der Choanenspalte statt. Die unter der Verwachsungsstelle schräg nach außen aufsteigende Choanenspalte wird als Rinne erhalten. Doch reicht die Verwachsung nicht bis zum hinteren Ende der Nasenhöhle, sondern ein Teil der primitiven Gaumenspalte bleibt als Choane offen.

Bei den Ascalaboten öffnet sich das Jacobsonsche Organ direkt in die obere Seite des einen Astes der Rinne am Dache der Mundhöhle, die sich bis zum Jacobsonschen Organ hin erhält, während dieses ursprüngliche embryonale Verhältnis bei *Lacerta* durch Verlegung der bezüglichen Strecke der Rinne aufgehoben wird.

Bei allen Crassilinguiern bleibt die zu der Ausmündung der Jacobsonschen Organe führende Choanenspalte in ihrer ganzen Länge offen und wird nur nach oben hin gegen die Nasenhöhle abgeschlossen.

Bei *Lygosoma*, *Eumeces*, *Euprepes*, *Marethia* und *Hinulia* laufen die beiden Furchen, in denen die Choanen enthalten sind, am Dache der Mundhöhle nach hinten nicht breit aus, sondern bleiben bis zur Vereinigungsstelle gleich schmal und setzen sich hinten in einen feinen Spalt fort, welcher nach oben in einen röhrenartigen Raum führt, der als eine Art hinterer Nasengang fungiert und sich erst in einer Querlinie mit der Mitte der Unterkiefergelenke weit in den Rachen öffnet. Das Skelet dieser Röhre liefert das Palatinum, welches gleich einem C zusammengebogen ist. Offenbar liege hier ein Ansatz zur Bildung eines den Nasengang der Nasenhöhle weiter nach rückwärts verlängernden hinteren Nasenrachenganges mit Verlängerung des Palatum durum vor, wie dies bei den andern Reptilienfamilien (Krokodilen und Schildkröten) durchgeführt sei.

15 Jahre später (1893) vertrat F. Keibel die Meinung (7, S. 478), daß die erste Anlage des primitiven Gaumens bei den Säugetieren durch die Anlagerung des lateralen Nasenfortsatzes an den medialen zustande komme. Später trete der Oberkieferfortsatz in seine Rechte, indem er bis an den medialen Nasenfortsatz vordringt, mit demselben verschmilzt und den lateralen Nasenfortsatz von der Bildung der Oberlippe ausschließt. Er zitiert zwei Stellen aus der Bornschen Abhandlung, um zu zeigen, daß die Verhältnisse bei den Reptilien in den theoretisch bedeutungsvollen Punkten gerade so liegen wie bei den Säugern.

2. Neue Vorkämpfer für die ältere Lehre.

Vor einem Jahrzehnt (1898) suchte K. Busch (2) die phylogenetische Entstehung des Gaumens durch neue Untersuchungen festzustellen. Auch er verstand unter dem Worte »Gaumen« eine horizontale Wand im Sinne Gegenbaurs, welche die primitive Mundhöhle in zwei Etagen zerlegt, deren obere durch die Nasengänge, deren untere durch den Mund zugänglich sei. Denn er fußte auf der falschen Ansicht, daß die Nasenhöhle der Säugetiere, die er Rhinodaeum nennt, aus einem dem Nasengang der Amphibien entsprechenden Hohlraum, einem durch harten und weichen Gaumen abgegrenzten Abschnitt der primären

Mundhöhle bestehe und durch das Ostium pharyngonasale in den Pharynx münde. Da nach dem biogenetischen Grundgesetz die Gaumenentwicklung der Säugetiere den stammesgeschichtlichen Weg der Gaumenbildung erkennen lasse, so vermutete er, daß bei den Eidechsen zuerst ein Paar horizontaler Falten an den Seiten der primären Mundhöhle auftrete, allmählich an Breite zunehme, in der Mittellinie zusammentreffe und zur Gaumenwand verwachse.

Unter den gegenwärtig lebenden Eidechsenformen seien noch einige Stadien des phylogenetischen Entwicklungsganges festgehalten, durch welche die primäre Mundhöhle in Rhinodaeum und sekundäre Mundhöhle gesondert wurde. Unverkennbare Anfänge des Gaumens seien schon bei tiefer stehenden Eidechsen vorhanden. Seine Untersuchungen führten ihn zu der Vermutung, der erste Beginn der Gaumenbildung bestehe in zwei horizontalen, klappenartigen Schleimhautfalten (= Gaumenblätter, welche sich lateral über die innere Nasenöffnung legen und letztere gegen die Mundhöhle abschließen.

Da die Gaumenblätter die weiten Öffnungen am Munddach zu beiden Seiten des Vomerpolsters, welche Busch als »innere Vorhöhlen der Nasengänge« bezeichnet, wie klappenartige Falten überdecken, bleiben von den weiten Öffnungen der »inneren Vorhöhlen« nur zwei schmale »Nasengaumenspalten« zu beiden Seiten des Vomerpolsters übrig.

Die Stufenreihe der an Breite zunehmenden und in der Mittellinie zusammentreffenden Gaumenblätter denkt sich Busch folgendermaßen: Am niedrigsten steht *Sphenodon*, dann folgen *Agamidae*, *Tejidae*, *Anguidae*, *Lacertidae* und *Zonuridae*, schließlich *Scincidae*. Nicht einzugliedern in die aufsteigende Reihe der Eidechsen sind *Varanidae*, *Geckonidae*, *Chamaeleontidae* und *Amphisbaenidae*. Bei *Tejidae*, *Anguidae* sei der vordere Abschnitt der Gaumenblätter mit dem Vomer verwachsen. Bei *Lacerta* sei in den Weichteilen schon eine sekundäre Mundhöhle hergestellt, welche teilweise über die primitive hinwegziehe. Bei *Zonuridae* bedingen die auf das Vomerpolster gelegten Gaumenblätter eine noch vollkommenere Gaumenbildung und bei *Scincidae* bewirken die breiten, einander berührenden oder übereinander geschobenen weichen Gaumenblätter eine markante Scheidung des Stomodaeum in Rhinodaeum und Phagodaeum sowie die Bildung eines Ostium pharyngonasale. Zugleich werde ein wirklicher knöcherner Gaumen gebildet. Den Zustand von *Tiliqua gigas* deutete Busch als nahezu vollendete Bildung eines geschlossenen Gaumens. Nicht nur in den Weichteilen, sondern auch in den Knochen sei eine fast vollendete Scheidung der Nasen- und Mundhöhle durch den Gaumen erfolgt.

Die obersten Glieder dieser Reihe betrachtete er als Vorstufen zur Gaumenbildung der Schildkröten, welche eine den Säugetieren ähnliche Gaumenbildung zeigen, weil die Pterygoidea nicht zur Begrenzung der Choanen dienen. Bei *Testudo*, *Emys*, *Trionyx* komme überhaupt bloß ein weicher Gaumen vor. Die Krokodile zeichnen sich durch den vollständigsten knöchernen Gaumen aus und übertreffen sogar die meisten Säugetiere.

1898 beschrieb von Mihalkovics (8, S. 34) sekundäre Gaumenfortsätze, welche während der Embryonalzeit unter dem Boden der primären Nasenhöhle (= dem primären oder prämaxillaren Gaumen) vorwachsen und einen Rinnenteil der primären Mundhöhle als seitlichen Gaumenspalt abgliedern. Von vorn nach hinten an Breite zunehmend bedecken sie den seitlichen Teil der Gaumenspalte und die Choanen, welche in letztere münden.

E. Göppert (5a u. b) legte in zwei Abhandlungen (1901, 1903) seine Ansicht über die Genese des sekundären Gaumens und der Beziehungen zwischen Kehlkopf und Nasenhöhle klar, mehr nach physiologischen als nach morphologischen Gesichtspunkten. Ohne Nachuntersuchung pflichtete er der Behauptung von Busch bei, daß bei Sauriern alle »Zwischenzustände der Gaumenbildung« zwischen dem ersten Beginn und der Vollendung angetroffen werden, und unterstützte sie durch Erörterungen über den Wert der Gaumenfortsätze. Sie dienen nicht zum Schutze der Nasenhöhle, sondern sichern die Atmung; denn der Raum zwischen Gaumenfortsätzen und Palatopterygoidkanten, welche er als »unvollkommene Anfänge einer Gaumenbildung« bezeichnet, wird von der Zunge überbrückt. Daher wird ein dorsaler Teil der Mundhöhle als besonderer Luftweg abgegrenzt, der als »Ductus nasopharyngeus« die primitive Nasenhöhle gegen die Kehlspalte fortsetzt. Ohne Zunge würden die Gaumenfortsätze und die Pterygoidkanten keinen Einfluß auf den Verlauf des Luftstromes haben. Beide leisten also das gleiche wie der sekundäre Gaumen der Säuger.

Bei den meisten Sauriern bestehen nur Anfänge einer Gaumenbildung; bei vielen Arten der Scinciden kommt ein »sekundärer Gaumen«, »sekundäre Nasenhöhle« und ein »Ductus nasopharyngeus« zustande, weil die Gaumenfalten und Pterygoidkanten sich verbreitern, das Vomerpolster erreichen und hinter ihm zur Medianebene vorwachsen. Doch unterbleibt die Verschmelzung der beiderseitigen Falten. Daher klafft eine durch die Zunge zu ergänzende Medianspalte im sog. »Gaumen«.

Die Schlangen dagegen besitzen einen fertig gebildeten Gaumen, der die Ductus nasopharyngei ventral abgrenzt. Schildkröten sind mit sekundärem Gaumen ausgestattet und paarigen Ductus nasopharyngei, welche die primitive Nasenhöhle nach hinten fortsetzen. Die Krokodile besitzen ebenfalls einen sekundären Gaumen mit langgestrecktem Ductus nasopharyngeus. Die weit zurückliegenden Choanen werden von einer Art weichen Gaumens umrahmt, der aber nicht die Fortsetzung des harten Gaumens ist wie bei Säugern.

Auch bei den Vögeln wird die primäre Choane durch sekundäre Gaumenfortsätze ventral überdeckt, ein Teil der primären Mundhöhle abgetrennt und als Ductus nasopharyngeus der Nasenhöhle zugewiesen.

Göppert vermutet, daß bei den früheren Vorfahren der Krokodile und Säuger der sekundäre Gaumen weit klaffte, so daß die noch schwach entwickelten Gaumenfortsätze durch die Zunge ergänzt wurden. Die Ontogenese der Säuger durchlaufe Stadien, welche in wesentlichen Punkten mit Zuständen unvollkommener Gaumenbildung übereinstimmen. Trotz erheblicher Abweichungen bei den verschiedenen Formen erfolge die Gaumenbildung bei allen Amnioten im Prinzip gleichartig. Die Einrichtungen am Säugergaumen erscheinen ihm als spezialisierte Weiterbildung der Zustände bei den Sauropsiden.

Göppert hat sich zwar ein großes Verdienst erworben dadurch, daß er auf die innigen Wechselbeziehungen zwischen dem Mundboden und Munddach hinwies; aber seine Ausführungen leiden darunter, daß die anatomische Grundlage der Buschschen Vorarbeit falsch war. Denn Hofmann konnte leicht nachweisen, daß es bei den Sauriern gar keine Gaumenfortsätze gibt; darum fallen auch die andern Vergleiche haltlos zusammen. Besonders die von Göppert gebrauchte Nomenklatur führt zu Mißverständnissen; im Gegensatz zu Busch und Mihalkovics verwendet er das Wort »Gaumenrinne«, um die untere Etage der Nasenhöhle zu bezeichnen, und nennt den Ausgang der Nasenhöhle (Aper-

tura nasalis interna in die Mundhöhle die »Nasengaumenspalte«. Letztere wird durch die »Gaumenfortsätze« abgegrenzt. Die median verbreiterten Gaumenfortsätze nennt er »sekundären Gaumen«, den dorsal über ihnen liegenden Raum der Mundhöhle »Ductus nasopharyngeus« und spricht von einer median klaffenden Spalte im sog. »Gaumen« der Saurier. Die Unrichtigkeit dieser Bezeichnungen hat sich im Laufe der Diskussion immer klarer herausgestellt.

A. Voeltzkow (11a. S. 36) verknüpfte 1902 die von Busch und Göppert ausgesprochene Meinung, daß bei den rezenten Sauriern die phylogenetischen Vorstufen der Gaumenbildung zu finden seien, mit seinen Untersuchungen über Krokodile und versuchte darzulegen, daß der bleibende Zustand des Munddaches bei *Geckonidae*, *Gongylus*, *Egernia*, *Mabuia*, *Lygosoma* verschiedenen Entwicklungsstadien des Gaumens von *Crocodilus madagascariensis* entspreche. Er beschrieb in Anlehnung an Busch das Munddach der erwähnten Saurier, die verschiedene Breite der Gaumenblätter und die scheinbar verschiedene Lage der Choane so, daß der Anschein einer stufenweise fortschreitenden Veränderung, eines Breitenwachstums der Gaumenblätter und einer rückwärts gerichteten Verlagerung der Choanen erweckt wurde, um dann hinzuzufügen, bei *Crocodilus madagascariensis* erfolge die Ausbildung des Ductus nasopharyngeus und des Gaumens durch die Stufen der Lacertiden.

Auch bei fossilen Formen innerhalb des Stammes der Krokodile z. B. *Belodon*, *Pelagosaurus* und *Teleosaurus* zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie bei den Krokodilembryonen. Demnach stimmen die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte von *Crocodilus madagascariensis* mit den Veränderungen des Gaumens im Verlauf seiner Weiterbildung als auch mit den Modifikationen bei dem Krokodiltypus seit seinem frühesten Auftreten überein.

Zu einer entgegengesetzten Meinung gelangte O. Seydel 1899 9b, S. 445 im Anschluß an Untersuchungen über die Nasenhöhle bei Amphibien und Amnioten. Er tritt dafür ein, daß die Ausgestaltung des Mundhöhlendaches und die Bildung des Nasenhöhlenbodens bei Amphibien, Cheloniern, Sauriern, Ophidiern, Mammaliern sich in divergenten Bahnen bewege. Die ersten Schritte zur Bildung eines sekundären Gaumens glaubt er bei Salamanderlarven zu sehen, bei deren Metamorphose ein kleiner Gaumenfortsatz am vorderen und seitlichen Rande der Choanen auftrete und einen Teil der Mundhöhle abgrenze, so daß die seitliche Nasenrinne aus der Nasenhöhle auf das Dach der Mundhöhle übergreife und ein Abschnitt der Mundhöhle in enge Beziehung zur Nasenhöhle trete. Die Gaumenfortsätze der Saurier entsprechen nach seinem Urteil der gleichnamigen Falte der Salamanderlarven, aber sie sind ungleichwertig mit den Gaumenfortsätzen der Säuger, welche durch ihre Verschmelzung den Gaumen, d. h. den sekundären Nasenboden bilden, während die Gaumenfortsätze der Saurier und Ophidier von der Bildung des sekundären Nasenbodens ausgeschlossen sind. Die Gaumenfortsätze der Saurier trennen zwar einen kleinen Teil der Mundhöhle als Gaumenrinne ab, jedoch unabhängig von den Gaumenfortsätzen entstehe der sekundäre Boden der Nasenhöhle. Durch denselben werde vielmehr ein Teil der primären Nasenhöhle abgeschlossen und samt der Mündung des Tränenkanals und der Öffnung des Jacobsonschen Organs in die Gaumenrinne, d. h. einen Teil der definitiven Mundhöhle einbezogen.

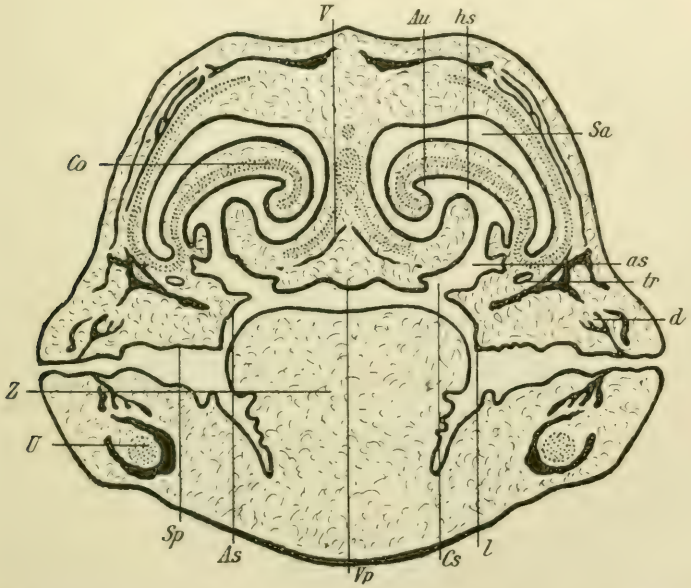
Sehr richtig hat Seydel die Längsstreckung der primitiven Choanen bei den Sauriern begriffen. Die am fertigen Munddach kenntliche Schrägstellung derselben hat er durch eine Senkung des Nasenseptums bzw. des unter dem-

selben liegenden medianen Abschnittes des primären Munddaches zu erklären gesucht. Das hintere Ende der Choanen bleibe im Niveau des Rachens.

3. Eine neue Deutung.

Gegen die durch fortwährende Tradition allmählich eingebürgerte Lehre der eben angeführten Autoren erhob O. Hofmann (6) zum erstenmal (1904) Widerspruch, nachdem er im Erlanger Institut unter der Leitung von Professor Dr. A. Fleischmann die Berechtigung geprüft hatte, ob man die lateralen, neben dem Vomerpolster bzw. den Choanenrinnen liegenden Teile des Munddaches der Saurier wirklich »Gaumenfalten, Gaumenblätter, Gaumenfortsätze« nennen

Fig. 37.

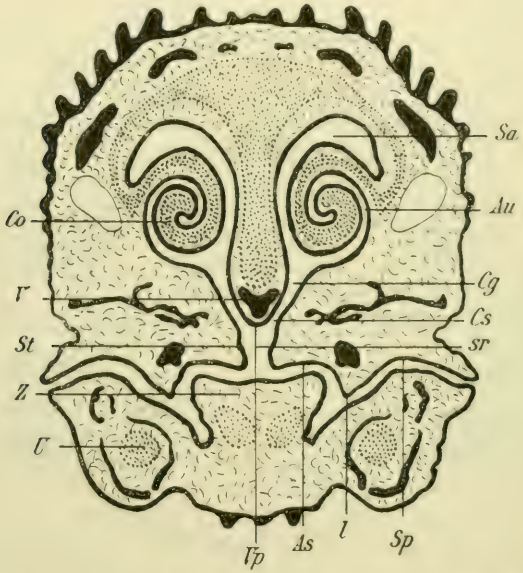


Querschnitt durch die Nasenregion des Kopfes von *Platydactylus guttatus* (großer Embryo, 5,7 cm lang). Vergr. 15/1. Knorpel punktiert, Epithel und Knochen schwarz. Nach W. Sippel. *As* Anstieg; *as* Choanengang, absteigender Schenkel; *Au* Aulax; *Co* Muschel; *Cs* Choanenspalte; *d* Zahnanlage; *hs* Choanengang, horizontaler Schenkel; *l* Grenzleiste; *Sa* Sakter; *Sp* Kieferspange; *tr* Tränennasengang; *U* Unterkiefer; *V* Vomer; *Vp* Vomerpolster; *Z* Zunge.

dürfe. Ausgehend von den im gleichen Institut durchgeführten Untersuchungen von A. Beecker über die Stilistik der Nasenschläuche bei den Sauriern und gestützt auf gründliches Studium vieler Querschnittserien durch Eidechsenköpfe, das von den andern Autoren allzusehr vernachlässigt worden war, verfolgte er die topographischen Beziehungen zwischen Mund- und Nasenhöhle, überhaupt die Beschaffenheit des Munddaches in der Nasen- und Augengegend. Er beschrieb nach den Querschnitten das Mittelfeld des sog. Sauriergaumens mit dem breiten Vomerpolster (*Vp*) und seiner schmalen, über der Grenzfalte (*l*) der Kieferspange (*Sp*) liegenden Wand, dem Anstieg (*As*), und zeigte unwiderleglich, daß die enge Lichtung (*as*) zu beiden Seiten des Vomerpolsters, welche Busch als »Nasengaumenspalte«, Seydel als »Gaumenrinne« bezeichnet hatte,

gar nicht zur Mundhöhle, sondern zur Nasenhöhle gehört, weil sie die Lichtung des absteigenden Schenkels (*as* des Choanengangs samt der Winkeltasche desselben ist. Daher kann man den unter dem Choanenschenkel liegenden Teil der Kieferspange nicht als Gaumenfalte auffassen. Denn er ist ein Teil des soliden Munddaches selbst, das den Nasenschlauch trägt. Die Ursache der falschen älteren Deutung liegt lediglich darin, daß keiner der andern Autoren Querschnittserien durch ältere und jüngere Embryonen untersucht hatte. Busch beschränkte sich auf die makroskopische Beschreibung des Munddachreliefes Göppert unterließ im Vertrauen auf die Richtigkeit die Nachprüfung der Buschschen Angaben, während Seydel zu Unrecht einen Teil der sog. Gaumen-

Fig. 38.



Querschnitt durch die Nasenregion des Kopfes von *Vanellus cristatus*. Nach W. Sippel. Vergr. 15/1. Knorpel punktiert, Epithel und Knochen schwarz. *As* Anstieg; *Au* Aulax; *Cg* Choanengang; *Co* Muschel; *Cs* Choanenspalt; *l* Grenzleiste; *Sa* Sakter; *Sp* Kieferspange; *sr* Subchoanalraum; *St* Steilwand; *U* Unterkiefer; *V* Vomer; *Vp* Vomerpolster; *Z* Zunge.

rinne als abgegliederten Abschnitt der Nasenhöhle, einen andern als Derivat der Mundhöhle erklärte. Die Choanen schauen aber bei allen Saurierarten direkt in die Mundhöhle, nie in einen besonderen, von ihr abgegliederten Seitenraum oder Gaumenrinne. Ferner hat Hofmann nachgewiesen, daß die median verbreiterten Palatopterygoidkanten den vorderen Teil der Orbitalmulde bei den Scincicden verdecken und daß die Homologie dieses Raumes mit dem Ductus nasopharyngeus der Säugetiere nicht gegeben sei.

Ein paar Jahre später (1907) erschien die Abhandlung von W. Sippel (10), welcher gleichzeitig mit Hofmann im Erlanger zoologischen Institut zu arbeiten begonnen hatte. Er baute auf der von O. Hofmann gelegten Basis weiter und zog den Vergleich des Munddaches der Vögel und Säuger mit dem Munddach der Saurier. Das Ergebnis desselben war der damals herrschenden Lehre nicht

günstig. Denn anstatt der bisher unbedenklich proklamierten Ähnlichkeiten des Gaumenbaues deckte Sippel eine ungeahnte Verschiedenheit auf, obwohl sich eine gewisse fundamentale Übereinstimmung in der allgemeinen Zusammensetzung des Munddaches dieser drei Klassen, d. h. der gemeinsame Stil der Amniotengruppe nicht verleugnet. Die genauere Analyse des Munddaches vom Kiebitz zeigte, daß hier ebensowenig als bei den Sauriern Gaumenfalten angelegt sind. Was Göppert als »Gaumenfortsatz« oder den »Beginn eines solchen« vorgeführt hatte, ist ein Abschnitt der soliden Munddecke, weil dorsal über den sog. Gaumenfortsätzen nicht ein abgeschnürter Teil der Mundhöhle, sondern wirkliche Nasenhöhle *Cy* liegt. Der sog. Gaumenfortsatz trägt die laterale Wand des Choanengangs (*Cy*) und ist durch die primitive Choanenspalte (*Cs*) vom Nasenseptum getrennt. Die Choanen aber münden in den Orbitosubchoanalraum (*sr*), der von den Steilwänden (*St*) begrenzt über dem Anstieg (*As*) liegt. Die Verhältnisse des Vogelmunddaches sind denen der Saurier (Fig. 37) insofern ähnlich, als in beiden Gruppen der Anstieg der Kieferspange vorhanden ist, welchem die Zunge (*z*) anliegt, so daß die Lippenfalte oder Grenzleiste (*l*) der Kieferspange (*Sp*) eine schmale, seichte, dem Negativ der Zungenform entsprechende Mulde umfaßt. Aber während bei den Sauriern (Fig. 37) das Vomerpolster zwischen dem Anstieg der rechten und linken Kieferspange eingeschaltet liegt und seine freie Ventralfläche (*Vp*) in das Niveau der Horizontalfläche des Anstieges fällt, ist bei den Vögeln das Vomerpolster (*Vp*) über das Niveau des Anstieges erhoben und bildet die schmale Decke eines über dem Zungenrücken bzw. den Anstiegen liegenden Subchoanalraumes (*sr*), der von den Steilwänden der Kieferspange (*Sp*) umfaßt wird und durch den zwischen den Anstiegen klaffenden Orbitosubchoanalspalt zugänglich ist. Sippel erklärt mit vollem Recht, daß die bisher für diesen Spalt gebrauchte Bezeichnung: Choane, sekundäre Choane nach jeder Hinsicht falsch war.

Wenn damit auch die stilistische Verwandtschaft der Nasalmulde von Sauriern und Vögeln erwiesen war, so war damit nicht zugleich ausgemacht, daß die Gaumenrinne der Säugetiere der Nasalmulde der Saurier und Vögel homolog sei. Sippel trat vielmehr den bisher vertretenen Anschauungen schroff entgegen. Die Gaumenrinne der Säuger besitzt nach seinen Ausführungen eine stilistische Sonderstellung; denn ihr fehlt der wahre den Sauriern und Vögeln eigentümliche Anstieg der Kieferspange mit seiner Hohlkehle, welche die Seitenränder der Zunge umfaßt. Ihr fehlt ferner sowohl der horizontale Schenkel des Anstiegs als die Steilwand dorsal über demselben. Daher kann die Gaumenrinne der Nasalmulde der Sauropsiden nicht homolog sein. Sie gleicht der Nasalmulde, welche bei den Sauriern breit und seicht ist, bei den Vögeln einen breiten unteren und einen schmalen oberen Teil besitzt, nur insofern, als alle drei Gebilde dorsale Ausbuchtungen des Mundraumes, bzw. dem Munddach eingegrabene Rinnen sind; aber die Beschaffenheit der Seitenwand und der Decke, sowie die dorso-ventrale Höhe dieser Rinnen ist in den drei Gruppen sehr verschieden. Auch die rinnenförmige Fortsetzung der Choanenöffnung unterhalb der Nasenschläuche bis zum Jacobsonschen Organ, welche man bei den Sauriern fast immer gut ausgeprägt findet, fehlt den Säugetieren durchaus. Durch die verwachsenden Gaumenfortsätze wird die Verschiedenheit noch mehr gesteigert, weil die Choane der Säuger in zwei getrennte Öffnungen, das Foramen incisivum und die eigentliche Choane zerfällt. Eine wirkliche Ähnlichkeit herrscht bloß zwischen den Gaumenleisten und Grenzleisten.

Die genaue Analyse der Tatsachen raubte also dem bisherigen Bestreben,

bei den Sauriern die »Anfänge des Gaumens« zu finden, alle positive Unterlage und stellte den Grundsatz fest, daß der Stilcharakter der Munddecke in den drei Gruppen der Vögel, Saurier und Säuger abgesehen von ganz allgemeinen Eigenschaften seine besondere Eigenart besitze, weshalb die Idee der stufenmäßigen Vervollkommnung des Gaumens in der Amniotenreihe endgültig zu verwerfen ist.

4. Ein neuer Kompromißvorschlag.

Durch Hofmanns Widerspruch wurde H. Fuchs (3a u. b) angeregt, die Entwicklungsgeschichte des Gaumens der Reptilien zu untersuchen. Ihm erschien es von vornherein fehlerhaft, daß alle Autoren den bei den Säugern richtig erkannten ontogenetischen Prozeß ohne weiteres auf die Entwicklungsgeschichte aller sekundären Gaumenbildungen übertragen, also einseitig eine einzige Art der ontogenetischen und phylogenetischen Entstehung des sekundären Gaumens angenommen hätten. Er wollte dagegen zeigen, daß es ganz verschiedene Entwicklungsweisen der sekundären Gaumenbildungen, nicht nur eine, sondern mehrere, mindestens zwei Arten von sekundärem Gaumen gebe, welche nicht miteinander verglichen, aber vielleicht auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt bei primitiven Formen ohne sekundären Gaumen zurückgeführt werden können.

Das Arbeitsziel, welches Fuchs sich damit gesteckt hatte, hat zu den in der Literatur vertretenen Ansichten keine Beziehung. Wie meine Darstellung auf den vorhergehenden Seiten erläutert, hat sich kein Autor auf die Behauptung festgelegt, daß es nur eine Art von sekundärem Gaumen gebe. Alle gingen lediglich darauf aus, die Anfänge des Gaumens der Säugetiere bei den Sauriern aufzufinden und O. Hofmann schnitt die Aussichten auf die Erfüllung dieses Lieblingswunsches mit einemmal ab durch den Nachweis, daß man die Bezeichnungen »Gaumenfalten, Gaumenrinne« usw. nicht zur Beschreibung des Munddaches der Saurier verwenden dürfe, weil die Gaumenfalten der Säugetiere in keiner Weise den irrtümlich gleichnamig gemachten Abschnitten des Eidechsenmunddaches homolog sind.

In einer ersten Arbeit (3a) wollte Fuchs zeigen, wie das Munddach der Schildkröten (Cryptodiren) ontogenetisch entsteht und wie man die zahlreichen, bei den einzelnen Schildkrötengruppen anzutreffenden Modifikationen sich phylogenetisch entstanden denken könne. Die wichtigsten hierzu notwendigen Vorgänge sind nach seiner Meinung: Der Verschluß der primitiven Choane in größerem oder geringerem Maße durch Verwachsung der weichen Oberkiefermassen mit dem unteren Abschnitte des Nasenseptums. Dadurch bleiben verschieden große, hintere Reste der primitiven Choane dauernd als definitive oder sog. sekundäre Choane der Schildkröten erhalten. Die auf diese Weise erfolgende Änderung des ursprünglichen Munddaches führe zu jener Bildung, welche man als »sekundären Gaumen« der Schildkröten zu bezeichnen pflegt. Den Abänderungen am weichen Munddach schließen sich Abänderungen der Knochen Prämaxillaria, Maxillaria, Palatina, Vomeres an, indem diese durch bestimmte Lageänderungen und Wölbungen aus der ursprünglichen Ebene des primären Munddaches heraustreten und gewisse nach der Medianebene hinstrebende »Gaumenfortsätze« bilden. Die so abgeänderten Knochen umschließen die Choanengänge der Nasenschläuche. Durch Verwachsung der Gaumenfortsätze aller genannten Knochen von vorn nach hinten kommt eine von der ursprünglichen Form des primitiven, knöchernen Munddaches völlig ab-

weichende Form zustande, welche Fuchs den »sekundären Gaumen« der Schildkröten nennt, obwohl er selbst einsieht, daß derselbe dem sekundären Gaumen der Säugetiere weder verglichen noch homolog erachtet werden kann.

Fuchs bemüht sich, gerade dieses Urteil sehr eindringlich und zu wiederholten Malen vorzutragen:

Die sekundären Choanen der Schildkröten sind den gleichnamigen Öffnungen der Säugetiere nicht vergleichbar und nicht homolog.

Der Ductus nasopharyngeus der Schildkröten hat mit dem gleichnamigen Kanal der Säuger, der ein Abkömmling der primitiven Mundhöhle ist, nicht das geringste gemein.

Bei der Bildung des sekundären Schildkrötengaumens findet keine Zerlegung der primitiven Mundhöhle statt wie bei den Säugern. Die Mund- und Nasenhöhlen der Schildkröten bleiben stets primär.

Während bei den Säugern durch die Bildung des sekundären Gaumens ein völlig neues Munddach in einer wesentlich tieferen Ebene unter dem primitiven Munddach geschaffen wird, entwickelt sich der knöcherne sekundäre Gaumen der Schildkröten innerhalb des primären Munddaches in dem als Vomerpolster bezeichneten untersten Teile des Nasenseptums.

Wenn nun alle Merkmale des sekundären Gaumens der Säugetiere nicht auf die Eigenschaften des Munddaches der Schildkröten passen, so ist es auch nicht gerechtfertigt, daß Fuchs darauf besteht, das Wort »sekundärer Gaumen« zur Benennung von durchaus verschiedenartigen und gar nicht vergleichbaren Bildungen zu verwenden. Die Sachlage würde viel kürzer durch die Erklärung gebessert: weil das primäre Munddach der Schildkröten, seine sog. sekundäre Choane, sein sog. Ductus nasopharyngeus morphologisch grundverschieden von den Zuständen der Säugetiere sind, so tut man besser daran, die Bezeichnung sekundärer Gaumen und Ductus nasopharyngeus für die Schildkröten zu verbieten. Dann braucht man auch nicht von zwei Arten des sekundären Gaumens zu sprechen, sondern könnte den Ausdruck allein für die Säugetiere reservieren und den Mangel einer dem sekundären Gaumen vergleichbaren Einrichtung bei Sauropsiden konstatieren. Denn das Ergebnis von Fuchs schließt sich ausgezeichnet an die Resultate von Hofmann und Sippel an, daß weder im Bau des Munddaches bei den Sauriern noch im Bau desselben bei den Vögeln wichtige Stilmerkmale des sekundären Gaumens der Säugetiere auftreten. Fuchs hat ein übereinstimmendes Urteil über das Munddach der Schildkröten gefällt und am Schluß seiner zweiten Abhandlung besonders betont: die Bildungen, die man bei Sauriern, Schlangen, Schildkröten einerseits, bei Krokodilen und Säugern andrerseits als sekundären Gaumen bezeichnete, sind von Grund aus verschieden. Man habe das gleiche Wort für gänzlich verschiedene Bildungen in der irrigen Annahme gebraucht, die fraglichen Bildungen seien einander gleich. Fuchs hat also die von Fleischmann und seinen Schülern für Saurier und Vögel eingehend begründete Ansicht auch für Schildkröten gültig erwiesen.

Darum ist es unverständlich, warum Fuchs bei der alten Nomenklatur stehen geblieben ist. Die von ihm angeführten Motive scheinen mir nicht ausschlaggebend. Er bezweifelt, daß man die für die Schildkröten eingebürgerten falschen Bezeichnungen kurzerhand ausrotten könne. Auch zeige das stark abgeänderte knöcherne Munddach der meisten Schildkröten sicherlich manche Ähnlichkeiten mit dem Gaumen der Säuger. Endlich halte er die Benennungen weniger belangreich, wenn nur die grundlegenden Unterschiede beider Gruppen

genügend betont würden. Am Schluß seiner zweiten Abhandlung schlug er aber doch statt »sekundärer Gaumen« der Schildkröten die Bezeichnung »Palatum vomeromaxillare« = gaumenartige Abänderung des primären Munddaches mit Beteiligung der Vomeres und Maxillaria (manchmal auch der Palatina), ev. auch Palatum primarium, und statt sekundäre Choanen die Bezeichnung: Choanae reliquae vor.

In einer zweiten Abhandlung beschäftigt sich H. Fuchs mit dem Bau des Munddaches der übrigen Reptilien (Rhynchocephalen, Saurier, Schlangen, Krokodile). Seine Darstellung steht sichtlich unter dem Einfluß der Ansichten von A. Fleischmann und seinen Schülern A. Beecker, O. Hofmann, W. Sippel. Denn Fuchs spricht nicht mehr von »Gaumenfortsätzen« oder den »Anfängen eines sekundären Gaumens«, sondern verbreitet sich ganz im Sinne von O. Hofmann und W. Sippel über die Beziehungen zwischen Mund- und Nasenhöhle und widmet den Nasenschläuchen eine besondere Aufmerksamkeit. In der nochmal aufgeworfenen Frage, ob es bei Reptilien Einrichtungen gebe, welche den weichen sekundären Gaumenfortsätzen der Säuger verglichen werden können, pflichtet er der Argumentation Hofmanns gegen Busch und Göppert bei, daß die freien, an die Choanenmündung grenzenden Enden des Anstieges der Kieferspange, für welche Fuchs den neuen Terminus »Choanenfalten« einführt, nicht als sekundäre Gaumenfortsätze gedeutet werden dürfen. Er wiederholt das Urteil Sippels, daß die Grenzleisten (Fuchs hat dafür den Ausdruck mediale Seitenfalten oder Seitenkanten gebraucht) den jungen Gaumenfortsätzen der Säuger homolog sind.

An einer späteren Stelle (3b S. 236) bemerkt er freilich, obwohl die Saurier nur die Vorstufen eines sekundären weichen Gaumens hätten, besäßen sie doch bereits Ansätze zu knöchernen Gaumenfortsätzen an den Maxillaria und Palatina, welche als Homologa zu den jungen, knöchernen Gaumenfortsätzen der Säuger zu betrachten seien.

Dann vertritt Fuchs eigenartige Gedanken über die Verhältnisse bei Schildkröten und Schlangen. Er setzt diese durchaus verschieden organisierten Reptiliengruppen in enge begriffliche Verbindung durch den Ausspruch, die Schlangen besäßen, was den Zusammenhang zwischen Nasen- und Mundhöhle betreffe, die größte Ähnlichkeit mit den Schildkröten. Ich kann dieser Ansicht nicht beistimmen, weil meine Modelle (Taf. VIII) das Gegenteil offenbaren, nämlich auch in der frühen Anlage des Munddaches Unterschiede so schroffer Art, wie man sie an den Köpfen erwachsener Schildkröten und Schlangen gewahrt. Fuchs jedoch behauptet die große Ähnlichkeit derselben während der embryonalen Zeit.

Der sog. sekundäre Gaumen in beiden Gruppen entstehe nicht durch Verwachsung von Gaumenfalten, sondern durch Verwachsung eines Teiles der Nasenschläuche, nämlich des vorderen und mittleren Teiles der absteigenden Choanengangschenkel und der Choanenspalten. Wie er durch drei schematische Figuren (3b S. 179 Fig. 6*a—c*) erläutert, soll bei *Lacerta* die Epithelwand im absteigenden Schenkel des Choanenganges oberhalb der Winkeltasche sich gegenseitig zusammenlegen und darauf eine ausgedehnte Verwachsung des Vomerpolsters mit den Oberkiefermassen stattfinden. Fuchs nahm also eine von Born vor fast 30 Jahren geäußerte Idee von neuem auf und glaubte einen Fortschritt unsrer Kenntnis herbeizuführen, indem er mit Born erklärte, der Verwachsung, welche zur Bildung des »sekundären Gaumens« der Schlangen und Schildkröten führe, gehe erst eine Veränderung der Nasenschläuche selbst

durch Austilgung des Lumens und des Epithels in einem bestimmten Abschnitt der absteigenden Schenkel voraus.

Ich habe bereits oben die Gründe dargelegt, aus welchen ich bestreiten muß, daß bei der Ringelnatter der absteigende Choanengangschenkel und die Choanenspalte verschlossen werden. Obwohl ich keine speziellen Untersuchungen über die Saurier angestellt habe, bezweifle ich die Richtigkeit der Angabe, daß eine Verwachsung des absteigenden Choanengangschenkels zu zwei Drittel stattfindet, hauptsächlich aus dem Grunde, weil Fuchs an der Hand einiger Schnitte aus der Serie eines älteren, kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryos unter Berufung auf G. Borns Autorität behauptet, hier habe eine Verwachsung zwischen Oberkiefer und Vomerpolster stattgefunden, wodurch der direkte Zugang der Nasenschläuche zu den Choanenspalten auf eine größere Strecke verlegt worden sei. Diese Behauptung ist bloß an einem schematisierten Beispiel, nicht an wirklichen Modellen erläutert.

Ebensowenig hat Fuchs die Verwachsung bei den Schildkröten und Schlangen bewiesen; er wiederholt nur die Bornsche Ansicht.

Fuchs hat auch über die Anfänge und die Entwicklung des Munddaches Mitteilungen gemacht. Er glaubte für den Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle die verschiedenen Zustände in eine einheitliche, aufsteigende, vom Einfachen zum Komplizierten führende Entwicklungslinie bringen zu können (3b S. 214), deren phylogenetische Etappen durch *Hatteria*, die *Saurier*, *Varanus*, *Schlangen*, *Schildkröten* bezeichnet werden, während die von Busch und Göppert als wichtigste Zwischenform eingeschätzten *Scinkiden* eine Sonderstellung einnehmen.

Als Ausgangspunkt der Entwicklung stellte er sich ein primäres Munddach aller Amnioten vor, wie man es bei *Hatteria* findet, die nach seiner Ansicht auch im erwachsenen Zustand embryonale Verhältnisse von denkbar einfachster Form offenbare. Hier ist nur ein primitiver oder prämaxillarer Gaumen vorhanden mit den langen Sagittalschlitzen der primitiven Choanen. Diese beginnen unmittelbar hinter den Prämaxillaria und stehen weit getrennt durch das breite Vomerpolster. Zwischen ihren vordersten Enden liegt die Choanenpapille, zu ihren beiden Seiten die Ausführungsgänge der Jacobsonschen Organe.

Vom Stammteil der Nasenschläuche zieht der absteigende, überall wegsame Choanengangschenkel zur primitiven Choane. Letztere reichen über die ganze Länge des Choanengangs bzw. der Muschelzone, stehen an allen Stellen mit dem absteigenden Choanengangschenkel in offener Verbindung und sind ebensowenig wie der absteigende Choanengangschenkel irgendwo eingeengt noch verschlossen. Die Jacobsonschen Organe münden stets in das vorderste Ende der primitiven Choanen unmittelbar hinter dem caudalen Rand des primitiven Gaumens.

Das primäre Munddach wird vorne von dem primitiven Gaumen, seitlich von den Oberkiefermassen, in der Mitte oralwärts vom Nasenseptum, caudalwärts von der primitiven Rachendecke gebildet; es schließt eine tiefe Orbitonasalmulde ein. Der vordere Teil derselben, die Nasal- oder Vomermulde, entsteht, weil das Nasenseptum dorsal höher liegt als die Masse der Oberkieferfortsätze. Die Nasalmulde setzt sich ohne jegliche Grenze caudalwärts in die von den Oberkiefermassen begrenzte Orbitalmulde fort. Der mediale Teil der Orbitalmulde bildet eine schmale, sagittale, von den Palatopterygoidkanten begrenzte Interorbitalrinne.

Gegenüber dem einfachsten Zustand bei *Hatteria* weisen die Saurier manche bedeutungsvolle Neuerwerbung auf, vor allem den etwa zu zwei Drittel erfolgen-

den Verschluß der absteigenden Choanengangschenkel, hervorgerufen durch Verwachsung über den Choanenspalten, deren Ausdehnung ganz ungeschmälert bleibt; bloß ihre beiden vordersten Drittel erscheinen als Choanenrinnen zwischen Vomerpolster und Oberkiefern. Bei *Varanus* gehen auch die vorderen Teile der Choanenspalten zugrunde, so daß nur ihre hinteren Abschnitte erhalten bleiben.

Die Schlangen schließen sich an *Varanus* an. Ihre Ontogenese soll in nicht zu verkennender Weise die verschiedenen von den Sauriern her bekannten Etappen wiederholen. Die Austilgung der Choanenspalte in ihren vorderen Teilen sei wesentlich weiter gediehen. Die absteigenden Choanengangschenkel und die Choanenspalten seien zum allergrößten Teile verschlossen, so daß nur der allerhinterste Rest jeder Choane als sekundäre Choane erhalten bleibt. Ein kleiner Rest der primären Choane hinter dem primären Gaumen dauert, um den Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs aufzunehmen. Dadurch werde das Munddach der Schlangen in die bisher als sekundärer Gaumen bezeichnete Modifikation abgeändert. Bei manchen Schlangen bilden auch die Prämaxillaria, Maxillaria und Vomeres eine dem sog. knöchernen sekundären Gaumen der Schildkröten entsprechende Knochenplatte. Der sekundäre Gaumen und die sekundäre Choane der Schlangen sind den gleichnamigen Gebilden der Säuger nicht homolog und haben mit ihnen nichts zu tun.

Die gleiche Abänderung hat Fuchs für die Schildkröten beschrieben. Sie zeigen im Zusammenhange zwischen Nasen- und Mundhöhle die größte Ähnlichkeit mit den Schlangen sowohl in den Weichteilen wie in den Knochen; nur fehlt ihnen mit dem Jacobsonschen Organe auch der vordere Rest der primitiven Choane. Bei Schlangen und Schildkröten liegen also zwei parallele, einander gleiche, aber völlig unabhängig voneinander entstandene Entwicklungsreihen vor. Die Schildkröten haben diese Verhältnisse von Anfang an selbständig entwickelt, die Schlangen aber mögen die ersten Anfänge bereits von ihren saurierartigen Vorfahren übernommen haben.

Bei den Schlangen und Schildkröten soll, wie H. Fuchs mit O. Seydel behauptet, das primäre Munddach durch eine bedeutende Abwärtswanderung des Vomerpolsters abgeändert werden, was durch das starke Vorspringen nach unten besonders auffalle. Ich habe aber an meinen Modellen nicht gesehen, daß das Nasenseptum in beiden Gruppen heraustritt und einen Teil der Nasalmulde verschwinden macht. Im Gegenteil zeigen die Längsschnitte (Taf. IX, Fig. 13—16), daß die schräg gestellte Zone des künftigen Vomerfeldes sich mehr horizontal einstellt und daß von einer Senkung nicht die Rede sein kann.

Ebensowenig lassen sich die embryonalen Stadien des Munddaches der Ringelnatter (Taf. VIII, Fig. 1, 3—5, 8) als Wiederholung der verschiedenen Zustände der Saurier deuten und die große Ähnlichkeit zwischen den Schlangen und Schildkröten scheint mir nach meinen Modellen durchaus zu fehlen.

Daher glaube ich, daß die Behauptungen von Fuchs nach keiner Richtung den wirklichen Tatsachen entsprechen und darum unannehmbar sind.

Das Munddach der Krokodile unterscheidet sich sowohl vom Munddache aller anderen Reptilien als auch der Säugetiere. Während der Zusammenhang zwischen Mund- und Nasenhöhle bei *Hatteria*, den Sauriern, Schlangen, Schildkröten dauernd durch die primitiven Choanen in ganzer oder beschränkter Ausdehnung vermittelt wird, besitzen die sekundären Choanen der Krokodile keine genetische Beziehung zu den primitiven Choanen und deshalb einen andern morphologischen Wert als die sog. sekundären

Choanen der Schildkröten und Schlangen. Die definitive Mund- und Nasenhöhle, sowie das definitive Munddach der Krokodile sind Bildungen eigener Art.

Denn die Krokodile entwickeln ein vollkommen neues Munddach unter Abtrennung eines Teiles der primitiven Mundhöhle als Ductus nasopharyngeus. Derselbe kommt zur Nasenhöhle hinzu, vergrößert sie zur sekundären Nasenhöhle und verkleinert zugleich die Mundhöhle zur sekundären Mundhöhle, welche ein neues knöchernes Dach erhält.

Die Entwicklungsvorgänge, welche diese Neuerung herbeiführen, hat Fuchs wegen Mangels an Material nicht eingehend verfolgen können. Auch über das Verhältnis der primitiven Choanen, auf welches er sein besonderes Augenmerk richtete, konnte er nichts Sicheres ausmachen und er beklagte lebhaft die wesentlichen Lücken seiner Untersuchung. Wie er in dem Kapitel über die Schlangen den Gedanken Borns gefolgt ist, so schließt er sich für die Krokodile der »überzeugenden Darstellung« von Voeltzkow an, daß in der Nasen- und Augengegend von den medialen Kieferseiten zwei Platten medianwärts vorwachsen und nach Verschmelzung die Mundhöhle in den Ductus nasopharyngeus und die sekundäre Mundhöhle zerlegen. Der Ductus nasopharyngeus wird, wie Fuchs meint, unpaarig angelegt und später erst paarig durch Bildung einer lotrechten Scheidewand zwischen seiner rechten und linken Hälfte. Nur der vorderste kleine Teil des Ductus, der sich an die Muschelzone anschließt, entstehe als paariger Gang. Fuchs konnte zwar seine Bildung nicht direkt beobachten, glaubte aber mit Wahrscheinlichkeit folgendes Gesamtbild derselben entwerfen zu können: Im Gebiete der primitiven Choane sollen sich die Gaumenfortsätze medianwärts in den dorsalen Teil der Orbitonasalmulde einschieben. Aber ehe sie sich median treffen, sollen ihre freien Ränder nach oben mit dem Nasenseptum verwachsen. Fuchs läßt die Frage offen, wie das alles geschieht. Wenn es jedoch so wäre, würden zwei Teile aus dem dorsalen Abschnitt der Orbitonasalmulde herausgeschnitten, welche die primitiven Choanen aufnehmen und mit den Muschelzonen zusammenhängen. Hinter dem caudalen Ende der primitiven Choanen sollen auf einmal die freien Ränder der Gaumenfortsätze nicht mehr mit dem Nasenseptum verwachsen, sondern einander selbst entgegenstreben. Alles das erschließt Fuchs aus einer Serie durch einen jüngeren Embryo von *Crocodilus madagascariensis* mit beginnender Entwicklung des Knorpelskelets (3b, Taf. VIII, Fig. 49—53). Er verweist wie in früheren Fällen wieder auf zwei Schnittbilder 3b, Taf. VIII Fig. 49—50) und behauptet, daß die Gaumenfortsätze mit dem Nasenseptum verwachsen seien. Ich kann mich nicht davon überzeugen, daß die Schnittbilder gerade so gedeutet werden müssen; doch unterdrücke ich jede Kritik, weil ich keine Krokodilembryonen untersucht habe. Wie Fuchs betont, hat die von ihm angenommene Verwachsung der Gaumenfortsätze und des Nasenseptums nichts mit der für Saurier, Schlangen, Schildkröten behaupteten Verwachsung zwischen den Oberkiefermassen und dem Vomerpolster gemeinsam; denn bei diesen erfolge sie auf Kosten gewisser Teile des Nasenschlauches, während bei den Krokodilen zwei kurze Gänge aus der Mundhöhle herausgetrennt und zur Nasenhöhle hinzugefügt würden.

Die schmale tiefe Rinne zwischen den verwachsenden Gaumenfortsätzen werde später vollständig ausgemerzt, weil die Gaumenfortsätze median verschmelzen. Die Ausmündung des in der Entwicklung begriffenen Ductus nasopharyngeus werde caudalwärts verschoben durch Verschmelzung der Gaumenfortsätze und später der benachbarten Teile der Oberkiefermassen.

Die Gaumenfortsätze der Krokodile unterscheiden sich von den Gaumen-

fortsätzen der Säugetiere, weil sie nicht erst abwärts wachsen, sondern von vornherein direkt medianwärts gerichtet seien. Ihre Vorstufen glaubt er in den Choanenfalten und Palatopterygoidkanten der Rhynchocephalen und Saurier zu erkennen. Die Choanenfalten gehen zwar nicht direkt in die Palatopterygoidkanten über. Doch schwinde die Schwierigkeit, wenn man sich vorstelle, daß bei den Vorfahren der Krokodile die Choanenfalten sich durch etwas abgeänderte Wachstumsrichtung mit den Palatopterygoidkanten vereinigten.

Die Ähnlichkeiten zwischen den Krokodilen und Säugetieren kennzeichnet Fuchs in folgender Weise: Bei den Krokodilen und Säugern wird die primäre Mundhöhle längs der Orbital- und Nasalgegend in zwei Abschnitte zerlegt, und zwar geht nur der dorsale Abschnitt der Orbitonasalmulde in dem Ductus nasopharyngeus auf. Der ventrale Abschnitt wird hier wie dort unterdrückt. Bei den Säugern füllen die weichen Gaumenfortsätze durch ihre Verwachsung den Raum des ventralen Muldenabschnittes aus. Bei den Krokodilen verschmelzen nach Verwachsung der weichen Gaumenfortsätze abwärts davon auch noch die Oberkiefermassen miteinander. Durch diesen verschiedenen Vorgang wird aber das eine Gemeinsame erreicht, daß die ganze Orbitonasalmulde aus der definitiven Mundhöhle ausscheidet und soweit sie nicht zum Ductus wird, unterdrückt wird. In beiden Gruppen ermangelt also die definitive sekundäre Mundhöhle genau des gleichen Teiles der primären Mundhöhle. Infolgedessen ist auch der Rest der primitiven Mundhöhle, die sekundäre Mundhöhle, in beiden Gruppen gleich. Die sekundären Mundhöhlen der Säuger und Krokodile sind einander homolog im Hinblick auf die primäre Mundhöhle, aber nicht homolog im Hinblick auf die Art, wie sie aus der primären Mundhöhle gebildet werden. Daher unterscheidet Fuchs die zwei genetisch verschiedenen Arten des sekundären Munddaches oder des Tegmen oris secundarium sive Palatum secundarium sive Palatum palatinomaxillare, nämlich das Tegmen oris secundarium Crocodilium und das Tegmen oris secundarium Mammalium.

An verschiedenen Stellen des Berichts über die Untersuchungen von H. Fuchs habe ich meine kritischen Bedenken eingeflochten und dadurch ausgedrückt, in welch ungünstigem Verhältnis nach meiner Ansicht die theoretischen Kombinationen seine exakten Beobachtungen überwiegen. Besonders seine Angaben über die Verwachsung des absteigenden Choanengangschenkels bei Sauriern und Schlangen, sowie die Angaben über die Einengung der primitiven Choane bei Schlangen und Schildkröten lassen sich mit meinen Beobachtungen und Modellen nicht vereinen. Daher scheint mir auch die Ableitung des Munddaches der Saurier, Schlangen, Schildkröten von einer gemeinsamen Urform, welche wie *Hatteria* ausgesehen haben soll, sachlich verfehlt. Die Vergleiche, welche Fuchs zwischen den Säugetieren und Krokodilen zieht, werden sich erst nach dem Erscheinen der im hiesigen Institut eben vollendeten Untersuchung von H. Pohlmann kritisieren lassen.

Literaturverzeichnis.

1a) Born, G. Die Entstehung des Tränenkanals und das Jacobsonsche Organ der Amnioten. 55. Jahresber. der schlesisch. Gesellsch. für vaterländische Kultur. 1878.

b) —— Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

c) —— Fortsetzung III. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.

2. Busch, K., Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien. Zool. Jahrb., Abteil. f. Anat. Bd. XI. 1898.

3a) Fuchs, H. Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Erste Mitteilung: Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte. Zeitschr. f. Morphol. Anthropolog. Stuttgart. Bd. X. 1907.

b) —— Zweite Mitteilung; Über das Munddach der Rhynchocephalen Saurier, Schlangen, Krokodile und Säuger. Zeitschr. f. Morphol. Anthropol. Stuttgart. Bd. XI. 1908.

4. Gegenbaur, C. Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.

5a) Göppert, E. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. R. Semons Zool. Forschungsreisen III. Bd. II. 1: Denkschr. d. med. nat. Gesellschaft. Jena. Bd. VI. 1. Teil. 1897—1901.

b) —— Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus nasopharyngeus. Morphol. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.

6. Hofmann, O. Das Munddach der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. XXXIII. 1905.

7. Keibel, Fr. Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten Anat. Anzeiger. Bd. VIII. 1893.

8. v. Mihalkovics, Victor, Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anat. Hefte. Bd. XI. 1899.

9a) Seydel, O. Über die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ der Land- und Sumpfschildkröte. Festschr. f. Gegenbaur. 1896.

b) —— Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorganes und des Gaumens der Wirbeltiere. R. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. III. Denkschr. der med. naturwissenschaftl. Gesellschaft. Jena. Bd. VI. 1899.

10. Sippel, W. Das Munddach der Vögel und Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. XXXVII. 1907.

11a) Voeltzkow, A. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis. Abhandlungen Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVI. 1902.

b) —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. VI. Gesichtsbildung und Entwicklung der äußeren Körperform bei Chelone imbricata Schweig. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVII. 1903.

12. Wiedersheim, R. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

ag äußerer Gebißwulst.
an äußeres Nasenloch.
b Furche an der Seitenwand des Nasenschlauches von *Chrysemys marginata*.
br Brücke zwischen dem äußeren Nasenloch und der Choane.
ch Choane.
chg Choanengang.
chw choanale Wand.

dd Definierebene.
e Epiphyse.
f medianer First des Munddaches.
h Hypophyse.
i JACOBSONsches Organ oder Mündung desselben.
ig innerer Gebißwulst.
l Larynx.
lw Lateralwand.
mh Mittelhöcker.
mr Mittelraum.
n Nasenschlauch.
nf Nasenfurche.
o Auge.
oe Ösophagus.
ol Oberlippe.
ow Orbitalgewölbe.
p höchster Punkt des Mittelraumes.
pf Mittelpfeiler.
r Hohlrinne.
rs Rachenseptum.
rw Rachenwand.
sa Sakter.
sl Starrlippe.
sn Seitennische.
t Luftröhre.
ul Unterlippe.
vf Vomerfeld.
w Grenzwulst des Mittelraumes gegen die Seitennische.
z Zunge.
zl Zahnleiste.
zt Zungentasche.

Tafelerklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1—9. *Tropidonotus natrix.*

Fig. 1. Modell des Munddaches einer Ringelnatter von 9 mm MSl. Vergr. 10/1.
Fig. 2. Photographische Ansicht des Munddaches einer erwachsenen Ringelnatter. Vergr. 2/1.
Fig. 3. Modell des Munddaches eines Embryo von 8 mm MSl. Vergr. 10/1.
Fig. 4. Modell des Munddaches eines Embryo von 7 mm MSl. Vergr. 15/1.
Fig. 5—7. Modell des Munddaches eines Embryo von 6,5 mm MSl. Vergr. 15/1. Fig. 5. Innenansicht. Fig. 6. Außenansicht. Fig. 7. Seitenansicht.
Fig. 8—9. Modell des Munddaches eines Embryo von 5mm MSl. Vergr. 15/1. Fig. 8. Innenansicht. Fig. 9. Außenansicht.

Fig. 10—12. *Chrysemys marginata.*

Fig. 10. Modell des Munddaches eines Embryo von 18 mm Rückenschild. Vergr. 15/1.
Fig. 11. Modell des Munddaches eines jüngeren Embryo. Vergr. 30/1.
Fig. 12. Modell des Munddaches eines Embryo von 3,5 mm MSl. Verg. 30/1.

Tafel IX.

Fig. 13—16. Ideale Längsschnitte durch den embryonalen Kopf von *Tropidonotus natrix.* Vergr. 10/1.
Fig. 13. Embryo von 5 mm MSl. Fig. 14. Embryo von 9 mm MSl.
Fig. 15. Embryo von 7 mm MSl. Fig. 16. Embryo von 8 mm MSl.
Fig. 17—18. Ideale Längsschnitte durch den embryonalen Kopf von *Chrysemys marginata.* Vergr. 10/1.

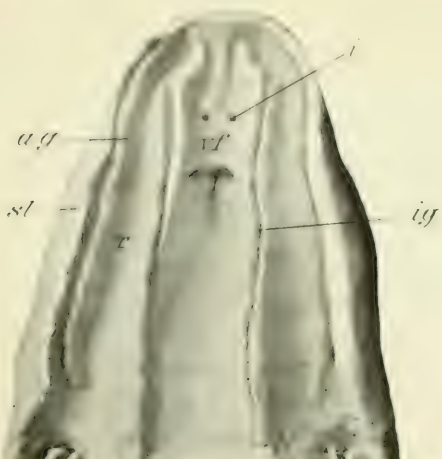


Fig. 1. (10/1)

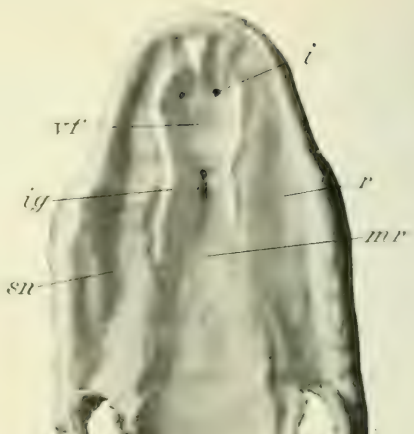


Fig. 3. (10/1)

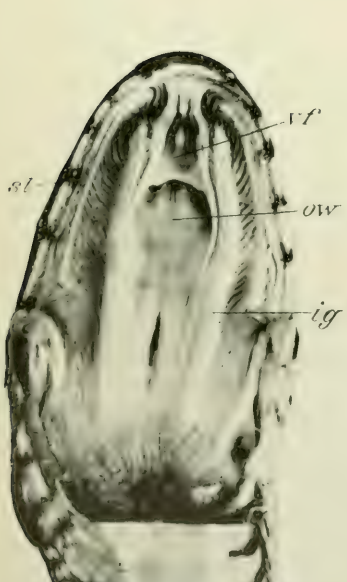


Fig. 2. (2/1)

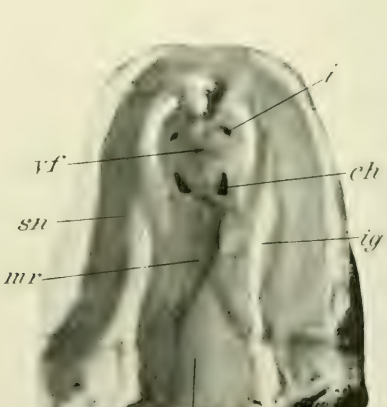


Fig. 5. (15/1)

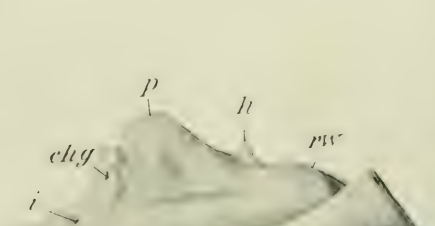


Fig. 7. (15/1)

Verlag von Wilhe

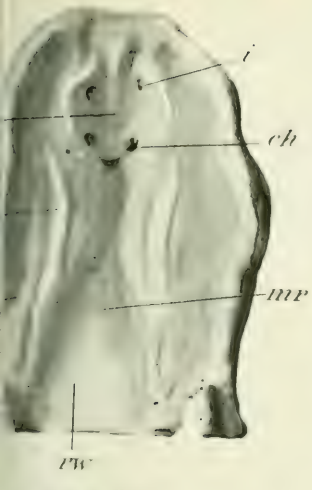


Fig. 4. (15/1)

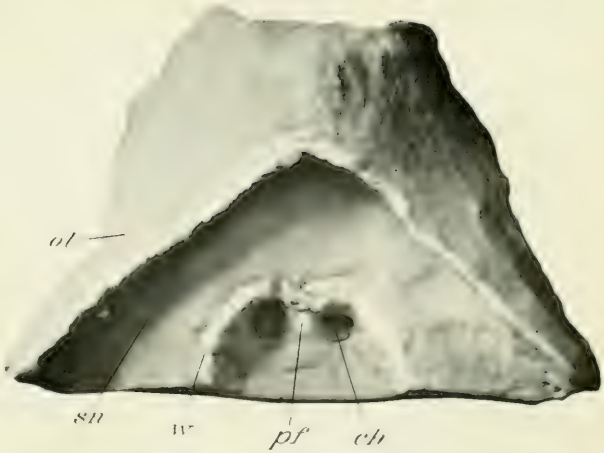
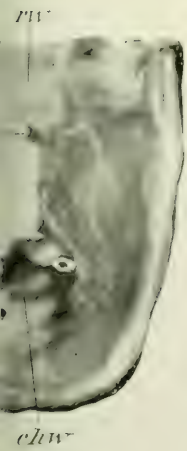


Fig. 10. (15/1)



(15/1)

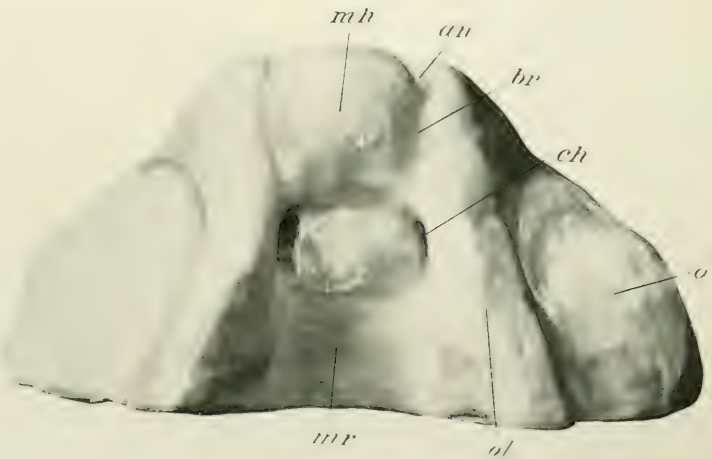
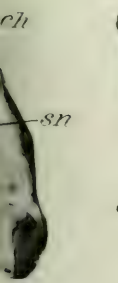


Fig. 11. (30/1)



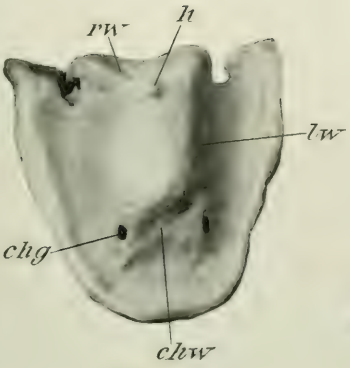


Fig. 9. (15/1)

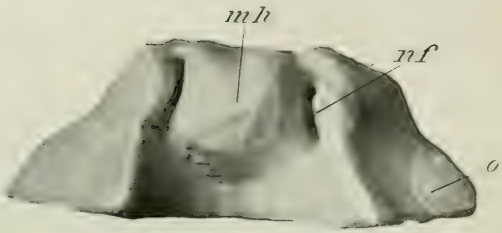


Fig. 12. (30/1)

ann in Leipzig.

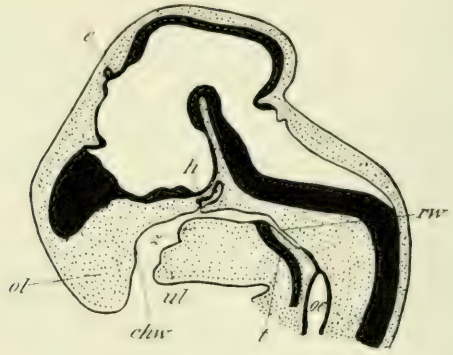


Fig. 13. (10/1)

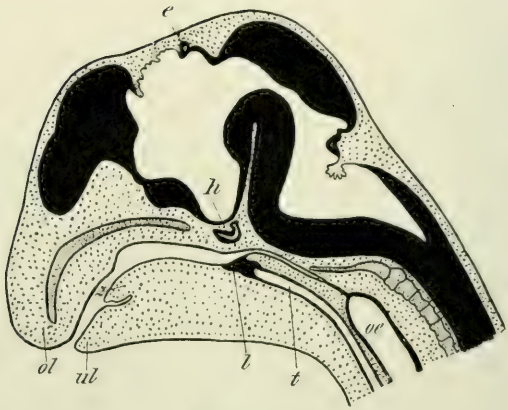


Fig. 15. (10/1)

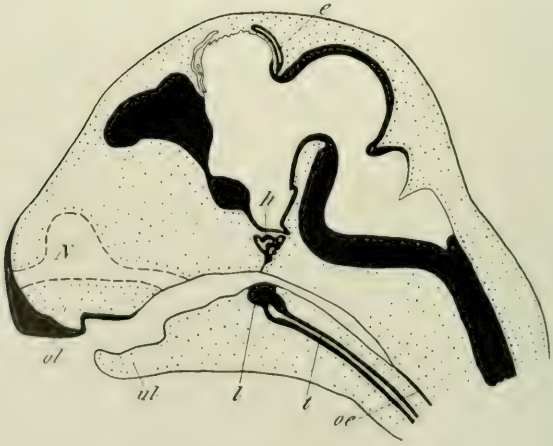


Fig. 17. (10/1)

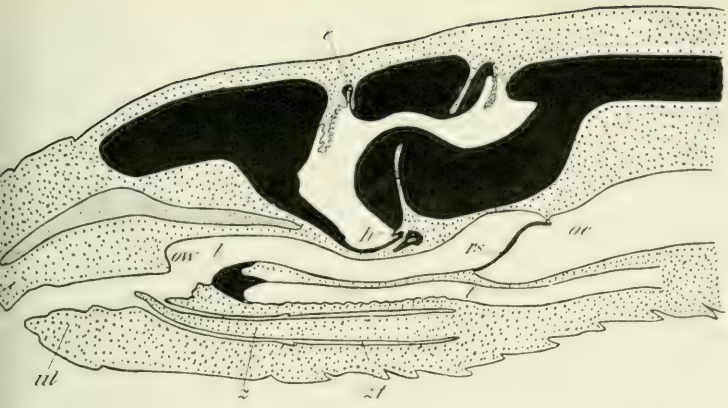


Fig. 14. $(^{10}/_{1})$

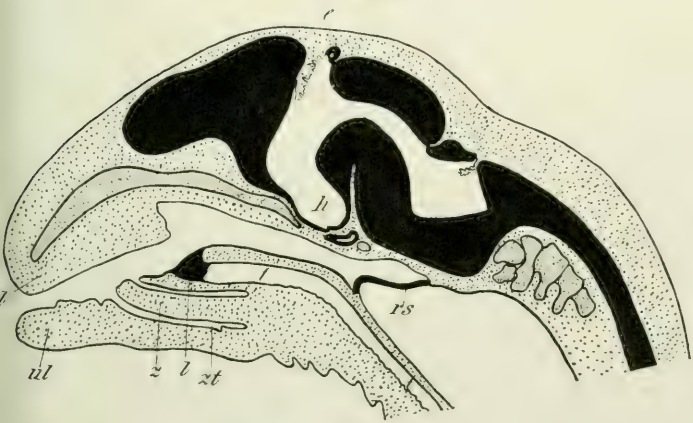


Fig. 16. $(^{10}/_{1})$

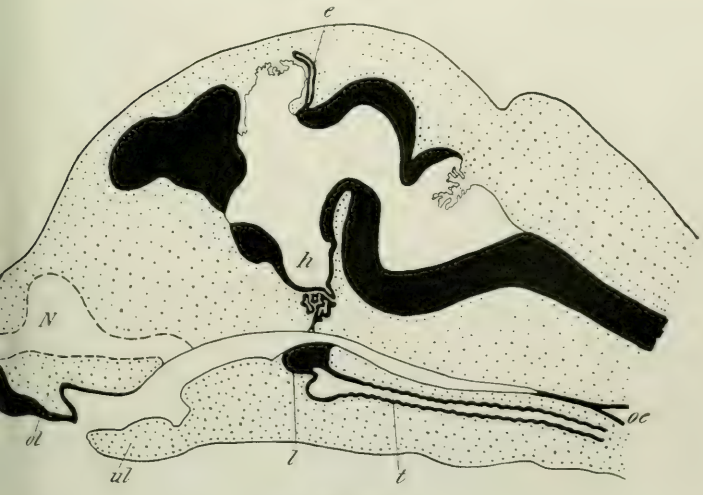


Fig. 18. $(^{10}/_{1})$

ann in Leipzig.

Ein Rest des Haut-Rumpf-Muskels in der Achselgegend des Menschen — „Achselbogen".

Von

Georg Ruge.

Mit 2 Figuren im Text.

Der Achselbogen des Menschen ist ein Restbestand des Haut-Rumpf-Muskels. Letzterer kommt den Säugetieren zu. Den Anthropomorphen und dem Menschen ist er abhanden gekommen; er tritt bei ihnen nur noch in Resten und in diesen selbst nur noch zuweilen auf. Der Achselbogen des Menschen ist eine nicht gerade seltene Bildung. Seinen morphologischen hohen Wert erhält er als Beweisstück dafür, daß der Mensch einen Haut-Rumpf-Muskel früher besessen hat, und zwar in derjenigen stattlichen Ausbildung, in welcher die Bündellagen vom Humerus aus durch die Achselhöhle zum Rücken sich ausgedehnt haben. Die zu dieser Annahme zwingenden Gründe dürfen als bekannt vorausgesetzt werden, da sie in letzter Zeit Gegenstand ausführlicher Erörterungen gewesen sind[1].

Als muskulöses Gebilde nimmt der Achselbogen das anatomische Interesse ferner durch seine häufige und innige Verbindung mit dem Latissimus dorsi in Anspruch. Die Vereinigung beider hat zu der irrigen Ansicht verleitet, den Achselbogen vom Latissimus dorsi herzuleiten. In der Tat sind ja auch Zustände denkbar, in denen der Latissimus dorsi durch die Art der Verbindung mit dem Reste des Haut-Rumpf-Muskels am Aufbaue des Achselbogens sich wirklich beteiligt. Wo dies nachweisbar ist, bildet der primitive Hautmuskel-

[1] L. Tobler. Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Morpholog. Jahrb. XXX. Bd. 1902. — G. Ruge. Der Hautrumpfmuskel der Säugetiere. Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. Morpholog. Jahrb. XXXIII. Bd. 1905.

Achselbogen aber die Handhabe für die Anteilnahme des Latissimus dorsi an einem sekundär zustande kommenden Gebilde. Genaue Analysen einzelner Fälle zeigen zuweilen, daß die Annahme, es handle sich bei ihnen um eine Beteiligung des Latissimus dorsi am primitiven Achselbogen, nicht gut aufrecht erhalten werden kann. Der vorliegende Fall ist ein solcher. Er mahnt zur Vorsicht; er zeigt, wie leicht dem breiten Rückenmuskel eine ihm nicht zukommende Bedeutung zugesprochen werden kann.

Außerdem kommt dem Achselbogen eine eigenartige Bedeutung insofern zu, als er als das Rudiment einer über den ganzen Rumpf ursprünglich ausgebreiteten Muskelplatte nunmehr an Ort und Stelle zu einem ansehnlichen, ja selbständigen Muskel anschwellen kann. Seinem großen Umfange gemäß und durch die Vereinigung mit dem Latissimus dorsi wird er mit ihm gemeinsam auf den Humerus haben einwirken können. Auch hierfür ist der vorliegende Befund ein gutes Beispiel.

Die Möglichkeit zur starken Entfaltung des Achselbogens als eines Restes des Haut-Rumpf-Muskels gewinnt nach anderer Richtung noch eine größere Tragweite. Denn das, was in der Achselhöhlengegend sich einstellt, kann auch andernorts sich vollziehen. Den Vertretern der Ansicht, der Musculus sternalis sei ebenfalls ein Rest des Haut-Rumpf-Muskels, kann nicht gut entgegengehalten werden, daß die zuweilen starke Entwicklung des Sternalis diese Annahme nicht zulasse. Die Größe bestimmt nicht den morphologischen Wert eines Organes. Wissenswert bleibt es aber immerhin, welche Ursachen das Rudiment eines Muskels wieder zur übermäßigen Entfaltung veranlaßt haben können.

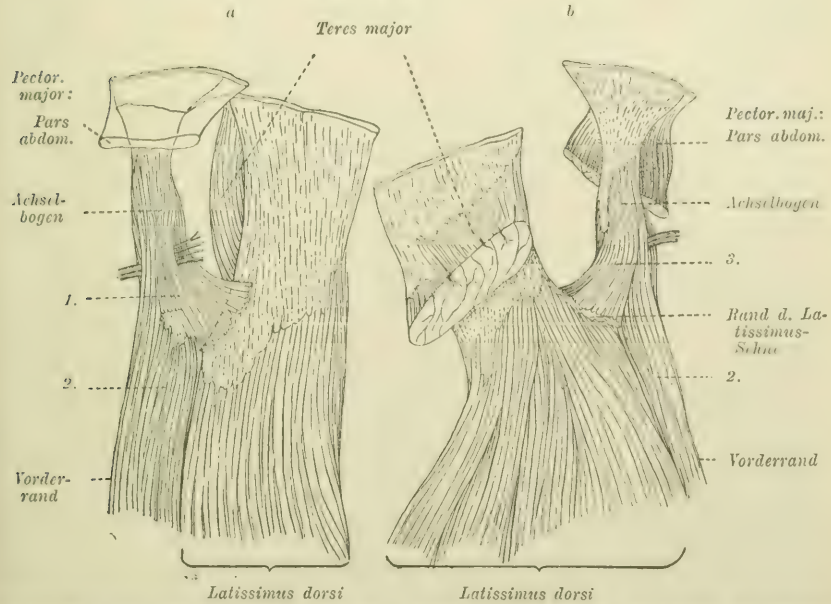
Der Achselbogen wurde an beiden Armen eines 72jährigen Mannes aus dem Kanton Zürich angetroffen. Sein außergewöhnlich großer Umfang könnte daher dem Alter nach im Laufe des Lebens erworben worden sein, wobei aber auf die Annahme einer frühen Anlage des Muskels nicht verzichtet werden kann. Die Humerus-Anheftung erfolgt gemeinsam mit der Pars abdominalis des Pectoralis major an der Crista tuberculi majoris. Der Achselbogen bildet hierbei eine tiefere Lage. Dies Verhalten entspricht einem bekannten, engen Verbande beider, in welchem die Pars abdominalis die Brücke, die Vermittlerin zwischen Haut-Rumpf-Muskel und der Pectoralis-Gruppe ist.

Linksseitiger Muskel (Fig. 1*a*, *b*). Aus einer platten Sehne

entfaltet sich der Muskelbauch. Die Sehne schiebt sich am Distalrande weit in letzteren hinein, woraus eine Halbfiederung und der Bündelreichtum des Bauches verständlich werden.

Der Muskel schließt sich nach Durchquerung der Achselgegend dem Latissimus dorsi in dreifach verschiedener Weise eng an. Hiermit hängt eine Gliederung der Muskelplatte in drei Schichten zusammen. Diese werden in den bildlichen Darstellungen von beiden Flächen des Muskels aus sichtbar. Es handelt sich um eine ober-

Fig. 1.



Muskulöser Achselbogen der linken Seite eines 72 Jahre alten Mannes, im Zusammenhange mit dem Latissimus dorsi. Die Muskeln sind vom Skelet entfernt worden, um den Aufbau des Achselbogens aus seinen Schichten (1, 2, 3) genau darstellen zu können. Der Teres major ist für die Orientierung des Latissimus dorsi erhalten. 1/2.
Fig. *a* Darstellung der freien Oberfläche, Fig. *b* Darstellung der tiefen Oberfläche der Muskeln. Das Objekt ist im anatom. Museum Zürich aufbewahrt.

flächliche, eine mittlere und eine tiefe Schichte. Sie schließen sich humeruswärts zu einer Einheit aneinander, während sie distalwärts sich voneinander sondern.

Jede Schichte hat ihre besondere Bedeutung. Die oberflächliche und die mittlere tragen in Lage und Ausdehnung noch die Merkmale eines Haut-Rumpf-Muskels niederer Formen. Die tiefe Schichte hat diese Zeichen durch Verbindung mit dem Latissimus dorsi eingebüßt.

1. Oberflächliche Schichte (Fig. 1*a*). Sie bildet den distalen, gehöhlten Rand des ganzen Muskels. Der Nervus intercosto-

brachialis durchsetzt sie. Die humeruswärts geschlossenen Bündel strahlen distal aus, wobei sie schließlich eine dreifach so große Fläche bilden als proximal. Die Anheftung erfolgt hauptsächlich auf der Dorsalfläche der Endsehne des Latissimus dorsi mittels einer gezackten Nahtstelle, welche humeruswärts 5 mm vom Proximalrande der Sehne entfernt bleibt, distal aber mit dem Rande zusammenfällt. Die Länge der Naht beträgt 2,2 cm.

Diesem Abschnitte schließt sich eine Bündellage an, deren Endsehne auf der mittleren Schichte oberflächlich sich ausbreitet, deren Fleischbündel gegen den Humerus an die Elemente der Mittellage unmittelbar sich anfügen.

Diese oberflächliche Schichte entspricht durch die Ausbreitung auf dem Latissimus dorsi sowie auf der mittleren Schichte, mit denen eine Kreuzung der Bündel vorliegt, dem durch die Achsel quer und schräg zum Rücken ziehenden Abschnitte des Haut-Rumpf-Muskels niederer Primaten. Sie stellt einen Rest desselben dar. Da diese Dorsalbündel des Hautmuskels die letzten Stationen dessen gewaltiger Ausbildung sind, so bleiben sie auch in ihren Resten das wichtige Zeugnis für den einstmaligen Besitz eines auch den Rücken des Menschen bedeckenden Hautmuskels. Diese Annahme hat bei der ihr zugesprochenen, grundlegenden Bedeutung durchaus nichts Befremdendes. Wer möchte sich wohl dagegen wehren, dem Bauplane des Menschen in einer früheren Zeit das zuzuerkennen, was ein Besitztum aller Säugetiere ist? Die Annahme erhält Fremdartiges höchstens als eine weitgehende Folgerung aus dem scheinbar bedeutungslosen Verhalten eines abnormen Achselbogens. Man könnte hier einwenden, daß diese oberflächliche Schichte sich selbständig ohne höhere morphologische Wertung eingestellt habe. Dieser Einwand wäre deshalb nicht ohne weiteres stichhaltig, weil man mit der mittleren Schichte (2) in gleicher Weise sich abfinden müßte, dabei aber immer mehr in Widerspruch mit der gesamten vergleichenden Forschung auf diesem Gebiete sich setzen würde.

2. Mittlere Schichte (Fig. 1*a, b* [2]). Sie geht aus dem gemeinsamen Bauche ohne erkennbare Abgliederung von Schichte 1 und 3 hervor. Die Trennung erfolgt erst in distaler Richtung. Hier ist sie aber durchgeführt, und zwar in der Weise, daß unter starker Abplattung ein breites Muskelband sich formt, welches dem Vorderrande des Latissimus dorsi sich zunächst anschließt, weiter distal aber zur Dorsalfläche des Muskels sich umschlägt. Der Anschluß an den Vorderrand vollzieht sich am Beginne der Endsehne des

letzteren und ist distal ein sehr enger. Der Latissimus-Bauch empfängt durch die mittlere Schichte einen nicht unbeträchtlichen Zuwachs. Verfolgt man ihn vom Ursprunge zur Insertion, so gewinnt man den Eindruck, es handele sich um eine Spaltung des Muskels in der Achselhöhle gegen den Humerus zu. Der Latissimus scheint mit einem Schenkel die Crista tuberculi majoris zu erreichen. Dies ist jedoch nur scheinbar der Fall, da in Wahrheit der Achselbogen als ein dem Latissimus ganz fremdartiges Gebilde diese Anheftung auslöst. Alle Latissimus-Bündel gehen ohne Restteile und bei voller Prägnanz in die breite Endsehne über; alle Bündel der mittleren Schichte trennen sich in der Höhe der Latissimus-Sehne von ihr und erweisen sich als integrierende Bestandteile des gemeinsamen Achselbogens. Hier scheint eine andre Deutung des Tatbestandes am Präparate völlig ausgeschlossen zu sein. Die ganze Schichte 2 entspricht denjenigen Bündeln eines Haut-Rumpf-Muskels, welche bei dessen Ausstrahlen zur seitlichen Rumpfgegend parallelen Verlaufes mit den vorderen Randbündeln des Latissimus sich befinden und enger mit ihnen verbunden zu sein pflegen, sobald sie eben in Resten beim Menschen auftreten.

Auffallend ist hier wiederum die starke Ausbildung der lateralen Bündel des Hautmuskels. Sie kann sich auch einstellen, wenn diese Bündel die einzigen erhaltenen Reste des Muskels sind, und auch dann zu einer Verschmelzung mit dem Latissimus hinneigen. Nach der Vereinigung mit ihm werden sie für dessen Leistungsvermögen nutzbringend. Der Latissimus gewinnt durch ihre Vermittlung einen Angriffspunkt auf die Crista tuberculi majoris, von welcher der Haut-Rumpf-Muskel ja stets ausgeht. Der Gewinn dieser neuen Einwirkung für den Latissimus auf das Skelet kann im besonderen Falle die besonders kräftige Entfaltung verursacht haben.

Verfolgt man die »Achselbogen-Randbündel« des Latissimus dorsi distalwärts, so wenden sie sich allmählich zur dorsalen Fläche des Muskels, um dann auf ihr zu verstreichen. Hier taucht die Eigenschaft von dorsalen Bündeln eines Hautmuskels auf, deren ausgesprochenste Art durch die Schichte 1 vertreten ist. Es ist zuweilen zu beobachten, daß ein an den Latissimus-Rand sich anschmiegender Achselbogen alle Elemente zur dorsalen Fläche des Rückenmuskels entsendet, wo sie unter Kreuzung mit dessen Bündeln in der Fascie auslaufen.

Es ist begreiflich, wenn ein Fall, wie er hier vorliegt, fälschlich als eine Varietät des Latissimus dorsi imponiert und dargestellt wird.

Die Schärfe der Interpretation der einzelnen Merkmale kommt dabei aber nicht zu ihrem Rechte. Diese Merkmale sind aber die Urkunden der einstmaligen Existenz eines Haut-Rumpf-Muskels beim Menschen.

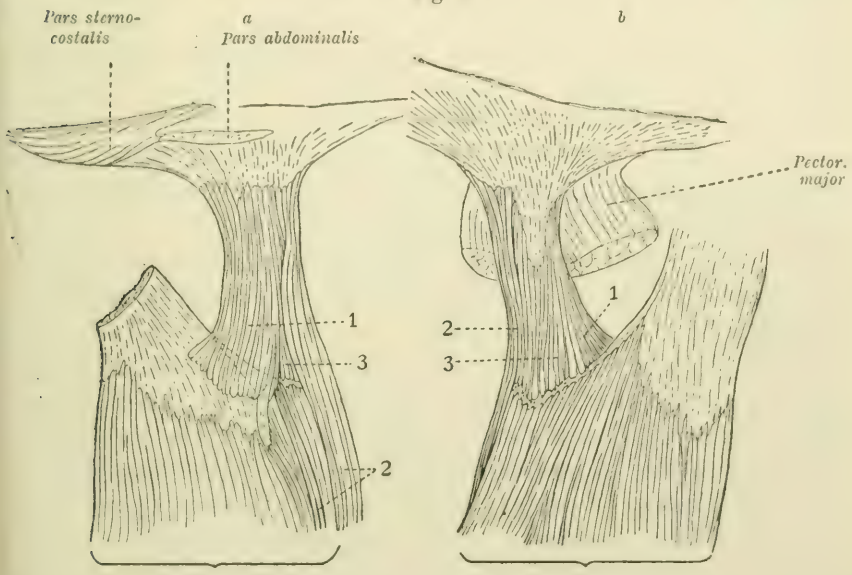
3. Tiefe Schichte (Fig. 1*b* [3]). Ihre Bündel gehen aus der Sehne des gemeinsamen Bauches hervor. Elemente der vorigen Schichte (2) schließen sich allenthalben auf das unmittelbarste an. Die genetische Einheitlichkeit mit der dorsalen Schichte (1) bewahrt der proximale Abschnitt des gemeinsamen Muskelbauches. In distaler Richtung gliedert sich die ganze tiefe Bündellage von den Nachbarteilen ab, bildet einen platten Bauch, welcher unter Verbreiterung zum Vorderrande der Latissimus-Sehne gelangt. Es ist besonders hervorzuheben, daß diese Sehne der tiefen Schichte wohl eine Anheftungsstelle darbietet, aber Material weder von ihr erhält noch an sie abgibt. Der Rand der Sehne gehört dem Latissimus zu, nimmt dessen Randbündel auf und läuft in die breite Endplatte aus. Die Verbindung mit der Latissimus-Sehne ist eine erworbene. Das erhellt unzweifelhaft aus der Art des Zusammenhanges. Die so gestaltete Bündellage, welche hier als tiefste Schichte besteht, ist nicht selten der einzige Bestandteil eines Achselbogens. Gute Belege finden sich in L. Toblers Aufsatze. Ist ein solcher Achselbogen kräftig entwickelt, so kann der die Anheftung vermittelnde Abschnitt des Latissimus vom Stammmuskel sich abgliedern. Dabei wird ein Teil der Latissimus-Sehne zur »Zwischensehne« zwischen Achselbogen und breitem Rückenmuskel. Wie weit die Abspaltungen an letzterem sich vollziehen können, zeigt unter anderm die Fig. 26 auf S. 502 des Toblerschen Aufsatzes. Ob die Grenze zwischen beiden Muskel-Gebieten ganz verschwinden könne, ist einwandlos nach meiner Meinung bis jetzt nicht nachgewiesen. Die Möglichkeit dafür besteht, da Zwischensehnen ja ganz verschwinden können. Würde einmal eine Latissimus-Portion ohne erkennbare Abgrenzung gegen einen »Achselbogen« bis zum Humerus verfolgt werden, so würde der Haut-Muskel diese Ausdehnung in irgend einer Weise vermittelt haben müssen. Ließe man diese Annahme nicht zu, so würde man einen derartigen besonderen Befund als einen abseits von der großen geschlossenen Reihe bekannter Varietäten stehenden auch auf eine besondere Weise zu erklären haben.

Ein starker Nervus intercosto-brachialis, aus dem zweiten und dritten Intercostalnerven stammend, durchsetzt die oberflächliche (1) und die mittlere (2) Schichte. Hierin tritt nichts Fremdartiges zutage,

da alle Rami cutanei laterales der Intercostalnerven den Haut-Rumpf-Muskel der Säugetiere durchbohren.

Die Nerven für den wohlausgebildeten Achselbogen waren im Zusammenhange mit den Stämmen nicht erhalten. Die in dem Muskel aufgefundenen Nerven sprachen nicht gegen den Ursprung aus den Nn. thoracales anteriores. Das ganze Wesen des muskulösen Achselbogens erlaubt den Schluß, daß letzteren die Versorgung zukam.

Fig. 2.



Muskulöser Achselbogen der rechten Seite eines 72 Jahre alten Mannes, in Verbindung mit dem Latissimus dorsi. 1 : 2. Der Achselbogen läßt wie auf der Figur 1 drei Schichten erkennen: *1.* eine dorsal auf der Latissimus-Sehne ausgebreitete Schichte; *2.* eine dem Vorderrande des Latissimus angefügte und *3.* eine ventrale Schichte, welche mit Bündeln des Latissimus an einer Zwischensehne sich anheften.
Das Objekt ist im anatom. Museum Zürich aufbewahrt.

Die vielen gut beglaubigten Fälle der Innervation des Achselbogens durch vordere Thoracalnerven führen zu dieser Annahme.

Rechtsseitiger Muskel (Fig. 2, *a*, *b*). Er steht dem linksseitigen an Umfang nicht nach. Die Anheftung am Humerus findet in gleicher Weise wie links in Verbindung mit der Sehne der Pars abdominalis des Pectoralis major an der Crista tuberculi majoris statt. Die Sehne bedeckt fascienartig den kurzen Kopf des Biceps brachii und den Coraco-brachialis und dehnt sich bei einer Länge von 12 cm bis zum Coracoid aus.

Drei Abschnitte des Muskels bestehen wie an der linken Seite,

aber in einer etwas andern Ausbildung und Anordnung. So fehlt eine mittlere Schichte. Der ihr gleichwertige Abschnitt stellt ein Randbündel dar. Eine oberflächliche und tiefe Schichte, gut entfaltet, sind nicht getrennt durch eine Zwischenlage; sie treten miteinander in engeren Verband. Ihnen schließt sich das Randbündel an, welches zugleich dem Vorderrande des Latissimus dorsi einverleibt ist. Es entspricht den Randbündeln der mittleren Schichte der linken Seite.

Die tiefe Schichte ist mit einem Abschnitte des Latissimus dorsi auf das innigste vereinigt und bildet mit ihm einen durch eine Zwischensehne gegliederten Muskelstreifen.

Die oberflächliche dorsale Schichte breitet sich auf der Latissimus-Sehne aus. Sie entspricht dem Reste dorsaler Bündel eines Haut-Rumpf-Muskels (Schichte 1), während die Randbündel des Achselbogens Reste lateraler Hautmuskelteile sind (Schichte 2).

Die tiefe Schichte entspricht genau dem mit dem lateralen Rande der Latissimus-Sehne verschmolzenen Teile des linken Achselbogens (Schichte 3).

Die Abschnitte 1, 2, 3 des linken Muskels treten wieder zutage. Ihre eigenartige Ausbildung beleuchtet den Befund der linken Körperhälfte sowie die Geschichte des Achselbogens überhaupt.

1. Oberflächliche, dorsale Schichte (Fig. 2*a* [1]). Sie geht aus dem distalen Abschnitt des gemeinsamen Bauches hervor und strahlt auf der Dorsalfläche der Latissimus-Sehne aus. Die Anheftung erfolgt etwa 8 mm vom Sehnenrande als eine 2,5 cm breite Platte. Die dem Oberarm benachbarten Bündel sind mit der Latissimus-Sehne ohne Übergänge nur verlötet, wie es links im ganzen Bereiche geschieht. Die dem Latissimus-Rande sich nähernden Insertionsbündel biegen in oberflächlich abgelöste Latissimus-Bündel ein, so daß eine Zwischensehne zwischen ihnen sich zu bilden beginnt. Das Verhalten ist weiter fortgeschritten als das der andern Seite.

Die ganze Schichte entspricht den zum Rücken ausstrahlenden Lagen eines Haut-Rumpf-Muskels. Mit ihr ist die tiefe ventrale Schichte auf das innigste sowie die Randbündel-Schichte durch unmittelbare Anlagerung vereinigt.

2. Randbündel-Schichte (Fig. 2 *a*, *b* [2]). Sie geht aus dem proximalen Abschnitte des gemeinsamen Bauches hervor. Die Ursprungssehne dehnt sich längs der Crista tuberculi majoris bis zum Tuberculum majus und darüber hinaus bis zum Coracoid aus.

Die 8 mm breite Platte trennt sich am Insertionsteile der 1. Schichte los, fügt sich dem Rande des Latissimus dorsi an, lagert sich aber demselben mehr dorsal auf. Alle Bündel laufen ohne Zwischensehne distalwärts aus.

Wir haben es hier mit dem lateralen, senkrecht vom Humerus gegen die Lendenweiche ziehenden, dabei mit dem Latissimus-Rande verbundenen Teile des Haut-Muskels zu tun. Ihre dorsale Lage zum Latissimus deutet auf einen früheren Anschluß an die 1. Schichte noch hin. Sie bedeckt Teile der tiefen, ventralen Schichte und ist mit ihnen am gemeinsamen Bauche des Achselbogens proximalwärts untrennbar verbunden.

Die entsprechende Schichte der linken Seite schob sich als eine mittlere zwischen die beiden andern Lagen ein.

3. Tiefe, ventrale Schichte Fig. 2*b* [3]). Ihre Zugehörigkeit zur Schichte 1 und 2 ist gut ausgeprägt. Sie unterscheidet sich von der linksseitigen dadurch, daß sie mit einer etwa 2,5 cm breiten Rand-Bündel-Zone des Latissimus dorsi zu einer Platte inniger sich verbunden hat. Eine Zwischensehne trennt aber auf das schärfste beide Muskelgebiete; sie ist ein Teil der abgelösten Randsehne des Latissimus. Links fügte sich die entsprechende Schichte dem unveränderten, durchlaufenden Latissimusrande einfach an. Hier liegt ein stark abgeändertes Verhalten vor, welches durch das kombinierte Auftreten mit Schichte 1 und 2 erst seine volle Erklärung findet.

Alle zur Schichte 2 gehörenden, durchlaufenden Bündel des Achselbogens lassen sich von den tiefen, zur Zwischensehne gelangenden Elementen ohne Restbestandteile abtrennen, so daß ein Zweifel an der Gliederung des Achselbogens in die drei Schichten nicht bestehen kann. Die Sicherung der gegebenen Auffassung geschieht außerdem durch das im Wesen gleiche linksseitige Verhalten.

Die tiefe Schichte bildet durch den Verband mit den Randbündeln des Latissimus dorsi für diesen eine Brücke, welche ihn überleitet zum Ausgangspunkte des Achselbogens, zur Crista tuberculi majoris. In funktioneller Beziehung ist diese Brücke bereits durch alle, mit dem Latissimus enger verbundenen Teile des Achselbogens geschlagen, da letzterer als wirksamer Muskel vom Latissimus beherrscht wird und von ihm aus zum beweglichen Humerus ausgedehnt aufgefaßt werden kann. Die Frage, inwieweit Latissimus-Bündel ohne erhaltene Vermittlung von Achselbogenteilen direkt zur Pectoralis-Insertion am Humerus übergeleitet werden können, erhebt sich hier aufs neue. Die in diesem Sinne gedeuteten Fälle

sind nicht ganz einwandfrei, weil die von der Insertion der Portio abdominalis des Pectoralis major in den Latissimus dorsi fortgesetzten Muskellagen seitliche Reste des Haut-Rumpf-Muskels sein oder enthalten können, weil eine genaue Prüfung auf Bestände von Zwischensehnen wohl nicht immer vorgenommen worden ist, deren Vorhandensein die diploneure Natur des fraglichen Muskels aber bestimmt.

Die von L. Tobler (1902) beschriebenen Fälle (vgl. Fig. 21, 22, 25, 26) zeigen die innige Verbindung beider Muskeln unter Ausbildung einer Zwischensehne. Einige von Böse 1904 mitgeteilte Beobachtungen sind als Beispiele direkter Anheftung des Latissimus dorsi an der Crista tuberculi majoris oder der Oberarm-Fascie dargestellt worden. Sind die Deutungen einwandfrei, so muß doch auch hier nach allem, was wir von der Geschichte des Achselbogens als eines Restes des Haut-Rumpf-Muskels wissen, derselbe als der Vermittler für die Überleitung des Latissimus angesehen werden.

Der Latissimus dorsi des Menschen ist im Vergleiche mit verwandten Formen in einer Ausbildung begriffen. Erhält sich abnormerweise der axillare Teil des Hautmuskels, so kann er durch die Verbindung mit dem Latissimus dorsi die ansehnliche Entwicklung eingehen, welche dem Latissimus in funktionellem Sinne zugute kommt und durch ihn verursacht sein kann.

Das hier genauer besprochene Verhalten eines doppelseitigen muskulösen Achselbogens hat insofern eine grundlegende Bedeutung, als er sich in diejenigen Abschnitte gegliedert zeigt, welche je für sich allein bestehen oder aber miteinander kombiniert zu den mannigfaltigsten Ausbildungen führen können. Diese bilden das Tatsachenmaterial, auf Grund dessen den muskulösen Achselbögen die Herkunft vom Haut-Rumpf-Muskel abgesprochen worden ist. Im Gegensatze zur hier vertretenen Ansicht werden sie als Reste eines Latissimus dorsi-Abschnittes aufgefaßt, welcher in primitiver Weise eine Verbindung mit der Pectoralis-Gruppe herstelle.

Dr. Böse[1] läßt einige Formen des muskulösen Achselbogens als Reste des Hautmuskels gelten. Dem habe ich nichts hinzuzufügen; denn L. Tobler, mit dessen Ausführungen ich übereinstimme, hat entsprechende Befunde bereits im genannten Sinne gedeutet. Es handelt sich um Fälle, in welchen die Schichte 1 des hier be-

[1] Über einige Muskelvarietäten, den Pectoralis major, Latissimus dorsi und Achselbogen betreffend. Morpholog. Jahrb. XXXIII. Bd. 1904. S. 587—601.

schriebenen Achselbogens allein erhalten ist. Böse neigt aber auch zur Ansicht hin, eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Achselbogen-Formen von jenem Latissimus-Abschnitte herzuleiten, welcher den Rest einer primitiven Verbindung mit dem Pectoralis major darstellen und in den Varietäten sich erhalten solle. Eine noch andre Gruppe von Achselbögen wird als eine Kombination beider genetisch verschiedenen Arten ausgegeben. Ich halte diese Deutungen für unrichtig und alle von ihm verwerteten Fälle als treffliche Beispiele von Haut-Muskel-Resten und von Latissimusbündeln, welche mit diesen in engeren Verband getreten sind.

Um den Achselbogen als Rest einer Verbindung zwischen Pectoralis major und Latissimus dorsi zu erklären, nimmt Böse den sehnigen Langerschen Achselbogen zum Ausgangspunkte und leitet einige muskulöse Formen von ihm ab. Er führt zunächst eine Beobachtung hierfür ins Feld, wo ein Bündel aus dem Randteile des Latissimus dorsi hervorgeht und, in einzelne Fasern aufgelöst, in der Fascie der Achselhöhle endigt (Fig. 5 des Aufsatzes). Darin wird man dem Autor zustimmen, daß dieses Latissimus-Randbündel ein Rest eines Hautmuskels nicht zu sein brauche. Immerhin ist es doch möglich, da dem Latissimusrande Hautmuskel-Reste tatsächlich angeschlossen sein können. Es ist aber auch möglich, daß es sich um Neubildungen am Latissimus handele, welche durch Aberrationen von Randbündeln zur Achselfascie neue Beziehungen für den Muskel erwerben lassen. Fernerhin ist es möglich, daß dieses Randbündel den Rest einer Verbindung mit einem muskulösen Achselbogen darstelle, wobei letzterer sich völlig rückbildete. Es wird in diesem Falle den Elementen des Latissimus gleichwertig sein, welche auf Fig. 2*b* mit der Schichte 3 des Achselbogens noch vereinigt sind. Da eine Entscheidung für eine dieser möglichen Erklärungen ausgeschlossen ist, verliert der Fall bei dem jetzigen Stande der Achselbogen-Frage zunächst jegliche Bedeutung für deren Aufklärung.

Böse geht weiter und knüpft an den vorigen Fall den auf Fig. 4 abgebildeten an und bringt beide in genetischen Zusammenhang. Es handelt sich um einen Latissimus mit verbreitertem freien Rande. Dieser geht in einen Sehnenbogen über, welcher von der Latissimus-Endsehne zur Fascie des Oberarmes und Achselhöhle bis zum Pectoralis major ausstrahlt. Der mit dem Sehnenbogen vereinigte Randteil des Latissimus ist etwa 2 cm breit. Auch hier kann die Möglichkeit zugegeben werden, daß der Latissimus, wie Böse annimmt, ohne jegliche Beziehungen zu einem muskulösen Achsel-

bogen sich befinde, daß er von sich aus den Verband mit dem Pectoralis major in sich trage. Diese Möglichkeit kann zugegeben werden, da ein muskulöser Achselbogen fehlt. Es kann aber ebensowenig bestritten werden, daß ein solcher in irgend einer Weise angelegt und der Vermittler für die Überleitung des Latissimus-Randbündels zum fraglichen Sehnenbogen gewesen sei, und zwar aus dem schwerwiegenden Grunde, weil der Sehnenbogen nach Art der Verbindung mit dem Pectoralis major und dem Randbündel des Latissimus sowie durch seine Ausbreitung als ein sehnig umgewandelter Achselbogen, aus dem Haut-Rumpf-Muskel hervorgegangen, sich kundgibt. Denkt man sich den muskulösen Achselbogen der Fig. 2*b* zur Sehnenplatte umgewandelt, so kommt in allen wesentlichen Dingen ein Verhalten zustande, mit welchem Böse operiert. Ich halte es zum mindesten für wahrscheinlicher, daß Böses Fall III (Fig. 4) die Verbindung des Latissimus mit einem Restbestande des Haut-Muskels darstelle, als daß er einer primitiven Latissimus-Anlage entspreche.

Böse geht noch einen Schritt weiter. Er erklärt auch jene abgespaltenen Randbündel des Latissimus, welche ohne Vermittlung eines Sehnenbogens direkt in die Oberarm-Fascie übergehen, wenigstens zum Teil als Reste einer früheren Ausbreitung des Latissimus in das Pectoralis-Gebiet. Böse meint (S. 598), man müsse die aus dem Latissimus direkt, ohne Zwischensehne hervorgehenden Formen als ursprünglich diesem Muskel eigen, als der tiefen Muskelschicht angehörig ansehen. Ich gehe auf die vergleichend-anatomische Begründung hier nicht näher ein. Böse entnimmt sie aus dem Verhalten beim Meerschweinchen, Kaninchen und Hunde. Ich halte mich streng an die in Betracht kommenden, menschlichen Befunde.

Nach Böse bestehen zwei verschiedene Grundformen für den Achselbogen. Entweder ist er ein Rest des Panniculus carnosus, oder er läßt sich auf die frühere Ausbreitung des Latissimus dorsi in das Pectoralis-Gebiet zurückführen. Jede Form kann für sich bestehen; beide können aber auch nebeneinander oder zur Bildung des Achselbogens vereinigt vorkommen. Nach diesen Anschauungen werden nun verschiedene anatomische Beobachtungen beurteilt, von denen in der Tat einige einwandfrei, allerdings in einem ganz andern Sinne, gedeutet werden können. Es seien die folgenden hervorgehoben.

1. Die in den Achselbogen gelegentlich übergehenden Bündel der Pars abdominalis des Pectoralis major werden durch Böse mit dem Randstreifen des Latissimus dorsi zusammengefaßt und als

Rest einer ursprünglich innigeren Verbindung von Latissimus und Pectoralis-Gruppe gedeutet (l. c. S. 599). Hiergegen ist einzuwenden, daß ein ausgebildeter Haut-Rumpf-Muskel der Primaten sich wohl anschließt an die Pars abdominalis der Pectoralis-Gruppe, mit welcher er die gleiche Insertion, gleiche Innervation und gleiche Lage am Abdomen teilt, daß er aber in diesem primitiven Verhalten gar keine Gemeinsamkeit mit dem Latissimus dorsi besitzt. Diese stellt sich erst als ein Sekundärzustand beim Menschen gelegentlich ein. Ein primitiver Zusammenhang von Pars abdominalis und Latissimus ist bei allen Primaten unbekannt.

2. Selbst die Abdominalportion wird durch Böse der tiefen Schichte und nicht dem Hautmuskel zugerechnet. Hiergegen ist geltend zu machen, daß die Abdominalportion, sobald sie als solche eine innigere Verbindung mit dem Pectoralis major eingegangen ist, eine oberflächlichere Lage am Oberarme einnimmt als der Haut-Rumpf-Muskel. Letzterer schließt sich nach der Assimilierung der Pars abdominalis mit dem Pectoralis major viel inniger dem Pectoralis minor auf Grund seiner Lage an. Das wird bei niederen Primaten mit einem Haut-Rumpf-Muskel, das wird beim Menschen nach Umbildung des letzteren zu einem Achselbogen angetroffen (vgl. Fig. 1 und 2). Niemals nimmt die Abdominalportion eine tiefere Lage als der Hautmuskel ein. Besteht ein solcher, so fehlt ein Achselbogen, wie wir ihn beim Menschen finden, und es fehlt ein Übergreifen des Latissimus in das Pectoralis-Gebiet. Diese Dinge stellen sich erst als differente menschliche Zustände ein.

3. Böse gibt zu, daß man die in der Fascie des Serratus anterior ausstrahlenden Muskelzüge auf den Panniculus carnosus zurückführen müsse. Er erklärt aber die von den Rippen oder der Abdominalportion des Pectoralis major ausgehenden Muskeln als Differenzierungsprodukte der Pectoralis-Gruppe und hält diese Erklärung für einfacher als die einer sekundären funktionellen Hypertrophie eines Hautmuskelteiles. Hiergegen ist hervorzuheben, daß das Wesen der ganzen Frage hierdurch gar nicht berührt wird. Das Wesentliche besteht eben darin, daß der Haut-Rumpf-Muskel ursprünglich auf das unmittelbarste an die tiefe Schichte der Pectoralis-Gruppe sich anschließt, daß wir von der Abdominalportion erst nach stattgefundener Anlehnung eines oralen Abschnittes an den oberflächlichen »Pectoralis major« reden können. Die Abdominalportion bleibt für den Morphologen die Brücke zwischen Haut-Muskel und Pectoralis-Gruppe. Der Begriff eines Haut-Rumpf-Muskels wird

durch die subcutane Lage gegeben. Der Muskel kann Beziehungen zum Skelete erwerben. Die Verbindungen mit den Dornfortsätzen der Wirbel ist weit verbreitet. Ein an Rippen festgehefteter Muskelteil, beim Menschen zugleich der Abdominalportion des Pectoralis major angeschlossen, kann diese Skelet-Verbindung wohl erst später erworben und ohne diese eine Zwischenstufe zwischen Pectoralis und Hautmuskel abgegeben haben. Die auf dem Serratus anterior auslaufenden Muskelzüge entstammen der gleichen Schichte wie die Abdominalportion und sind Zwischenglieder zwischen ihr und axillaren Resten des Haut-Rumpf-Muskels. Letzterer gehört aber seiner Abstammung nach zum Pectoralis-Gebiet. Die Abdominalportion des Pectoralis major ist also ebenso wie der ganze Haut-Rumpf-Muskel ein Differenzierungsprodukt der Pectoralis-Gruppe. Sobald Teile der Abdominalportion auf die Rectus-Scheide beckenwärts herabreichen oder weit lateralwärts ausgreifen und dabei auf den Serratus anterior zu liegen kommen, so gelangen sie in das Gebiet des Haut-Rumpf-Muskels und sind als Reste eines solchen zu bezeichnen. Bündel der Abdominalportion können dabei den gleichen morphologischen Wert wie die auf dem Serratus auslaufenden besitzen.

4. Die aus dem Latissimus dorsi direkt, ohne Zwischensehne hervorgehenden Achselbogen-Bündel sollen dem Latissimus zugehören und aus einem primitiven Zusammenhange zwischen ihm mit dem Pectoralis-Gebiete erhalten sein. Es ist möglich, daß derartige Formen vorkommen. Der Nachweis ihrer Existenz ist noch nicht geführt. Sicher aber ist, daß Bündel eines Haut-Rumpf-Muskels sich so innig dem Latissimus-Rande anschließen können, um den Eindruck von durchlaufenden Latissimus-Bündeln vorzutäuschen. Der hier mitgeteilte Befund hat dies zeigen sollen. Die Fig. 10 in Böses Aufsatze ist in schematischer Darstellung gegeben; sie kann keinen Aufschluß über die Natur der »Randbündel« des Latissimus geben, da die für die Frage in Betracht kommenden Zustände unbekannt geblieben sind.

5. Wenn ein muskulöser Achselbogen durch eine Zwischensehne in zwei Abschnitte zerlegt ist, so soll hier ebenfalls der Latissimusteil dem Reste einer früheren Ausbreitung des Latissimus in das Pectoralis-Gebiet entsprechen (l. c. S. 599). Latissimus und Panniculus carnosus seien zur Bildung eines Achselbogens vereinigt. Die Unhaltbarkeit der Annahme von einer ursprünglichen Latissimus-Ausdehnung hat durch die Analyse des oben dargestellten beiderseitigen Achselbogens klargestellt werden sollen. Die Loslösung von

Randbündeln des Latissimus dorsi und deren Verschmelzung mit axillären Teilen eines Haut-Rumpf-Muskels zu einem Achselbogen sind nach meiner Erfahrung immer sekundärer Natur. Wie weit aber das sekundäre Übergreifen des Latissimus dorsi gegen die Insertionsstellen der Pectoralis-Gruppe (Crista tuberculi majoris, Tuberculum majus, Coracoid und Oberarm-Fascie) vorschreiten könne, müssen neue, gut beglaubigte Tatsachen lehren. Bei der Aufnahme derselben wird die genaue Berücksichtigung bestimmter Einrichtungen in ähnlicher Weise gefordert, wie sie für unsern Fall erforderlich gewesen ist. Die Fragestellung für Herkunft und Umwandlung des Achselbogens ist eben bestimmter geworden, wodurch für die Untersuchung größere Genauigkeit gefordert wird. Nur sie kann noch auf diesem Gebiete einen Fortschritt bringen. So steht es z. B. auch bezüglich des sehnigen Langerschen Achselbogens.

Wir können vermuten, er sei auf dem Boden des Hautmuskels entstanden. Es sind aber auch andre Entstehungsarten denkbar. Es kann sich ja zuweilen um eine selbständige Bildung einer Fascie handeln, und warum sollte gelegentlich nicht auch der Latissimus dorsi Anteil an einem axillaren Sehnenbogen nehmen? Der Einzelfall muß hier Aufschluß geben.

F. Heiderich[1] behandelt den muskulösen und den sehnigen Achselbogen. Er hält die sehnige Form für den letzten Rest des bisweilen vorkommenden muskulösen Achselbogens. Diese Ansicht hat durchaus nichts Befremdendes. Ich trage auch kein Bedenken, alle aponeurotischen Achselbögen, deren Fasern zur Insertion der Pectoralis-Gruppe, also zur Crista tuberculi majoris bis zum Coracoid hinauf zu verfolgen sind, für letzte, sehnig umgewandelte Reste muskulöser Achselbögen anzuerkennen. Geht der aponeurotische Charakter mehr und mehr verloren, so wird sich schließlich eine Bindegewebsmembran einstellen, die als eine Art Fascie ebenfalls dem muskulösen Achselbogen die Entstehung verdanken kann. Weitere Rückbildung werden Bindegewebsteile in der Achsel hinterlassen können, welche in die Nachbarschaft sich verlieren und, der scharfen Begrenzung entbehrend, kein Urteil über die morphologische Wertigkeit mehr gestatten. Eine Gruppe der muskulösen Achselbögen, als Ausgang für die vielen Variationen aponeurotischer

[1] Die Fascien und Aponeurosen der Achselhöhle, zugleich ein Beitrag zur Achselbogenfrage. Anat. Hefte. XXX. Bd. Heft 92. 1906. Wiesbaden. S. 519–557.

Bildungen genommen, ist nach F. Heiderich der Rest der bei andern Säugern normal vorkommenden, pectoralen Portion des Latissimus dorsi. Diese Art der muskulösen Achselbögen des Menschen hat nach Heiderich mit dem Panniculus carnosus der übrigen Säuger nichts zu tun. Ich halte diese Deutung nach den obigen Ausführungen für unrichtig. Es ist durch Heiderich kein einziger zwingender Grund vorgebracht worden, welcher die von ihm besprochenen Formen von Achselbögen anders geartet zeigt als die auf dem Boden eines Haut-Rumpf-Muskels entstandenen. Es handelt sich nur um eine einzige große Gruppe, deren Glieder an Umfang und Gestaltung sehr erheblich sich voneinander unterscheiden können. Die verschiedenen Meinungen stehen sich schroff gegenüber, und so werden wohl auch die Fehler der Deutung und Beobachtung hier oder dort aufzudecken sein.

Auf Grund welcher grundlegenden Tatsachen deutet nun F. Heiderich die eine Gruppe des Achselbogen-Muskels für den Rest einer pectoralen Portion des Latissimus dorsi? Er beschreibt einen sehr ausgesprochenen Fall von muskulösem Achselbogen (l. c. Fig. 7, S. 540), leitet von ihm eine Reihe andrer Formen ab und vergleicht ihn mit einem Befunde bei der Katze. Menschlicher und Katzenbefund gleichen nach Heiderich einander so vollkommen, daß beim Vergleiche menschlicher Bildungen auf die der Carnivoren zurückgegangen wird. Es darf nun wohl zugegeben werden, daß ein Befund bei der Katze unter Umständen ein sehr wertvolles Vergleichsobjekt sein könne. Die Muskulatur der oberen Extremität der Feliden dürfte jedoch ihre Besonderheiten besitzen. Das Schlüsselbein der Feliden ist rückgebildet, die Finger sind krallentragend. Die Pectoralis- und Latissimus-Gruppe haben an Halt zu ersetzen, was durch das rückgebildete Schlüsselbein verlorengegangen ist. Die Katzen klettern; ihre Vordergliedmaßen verleihen ihnen den Raubtiercharakter in höchster Spezialisierung. Sie erhaschen ihre Beute im Sprunge und besitzen eine außerordentlich große Bewegungsfreiheit und Kraft in ihren vorderen Gliedmaßen. Die Muskulatur ist diesem Wesen natürlich auf das innigste angepaßt. Die Anordnung von Pectoralis und Latissimus dorsi einer Katze kann unmöglich eine primitive Erscheinung sein. Mensch und Katze direkt miteinander zu vergleichen, verbietet uns ja so mancherlei, daß der Versuch, diese ihrem ganzen Wesen nach verschiedenen Säugetiere unmittelbar nebeneinanderzustellen, ein bedenkliches Wagnis zu heißen ist. Liegen einmal überraschende Übereinstimmungen vor, so wird man

zur Vorsicht gemahnt. Es wird zunächst zu erwägen sein, ob es sich um Einrichtungen handele, welche allen Säugetieren zukommen, oder, wenn dies nicht der Fall ist, ob etwa Convergenzbildungen vorliegen. Heiderich hält ohne besondere Prüfung der Feliden-Organisation alle Zweifel an der Übereinstimmung des Achselbogens von Mensch und Katze für ausgeschlossen. Meine Meinung unterscheidet sich dem ganzen Wesen nach von der Heiderichs. Ich halte Heiderichs Methode der Interpretation für falsch. Für Vergleichungen müssen in allererster Linie und ausnahmslos zunächst die einander verwandten Formen herangezogen werden. Im natürlichen Systeme stehen aber die Simiae und Prosimiae dem Menschen am nächsten. Als Primaten gehören sie zusammen. Heiderich nimmt hierzu eine höchst bedenkliche Eigenstellung ein. Die Primaten lassen uns, so sagt er aus, bei der Deutung des muskulösen Achselbogens des Menschen völlig im Stiche (l. c. S. 545). Der offenbar zu spezielleren Bewegungen weiter entwickelten Muskulatur der oberen Extremität wird die Schuld zugemessen. Ob Heiderich den Menschen zu den Primaten zählt, erfahren wir nicht. Jedenfalls löst er ihn bei den vergleichenden Erwägungen von Affen und Halbaffen los und bringt ihn mit den Carnivoren und unter ihnen sogar mit den meist spezialisierten Feliden in engeren Verband. Dieses Vorgehen steht heutzutage wohl vereinzelt da. Würde es Nachahmer finden, so wäre es vielleicht geboten, auf die Verirrung einer derartigen Vergleichung genauer einzugehen. Eine Verirrung aber liegt fraglos vor, da der Sprung vom menschlichen Bau auf den der Carnivoren ein Sprung ins Ungewisse ist. Wir fordern zunächst die Ableitung der spezialisierten Organisation der Feliden vom primitiven Säugetier-Bauplan, bevor wir den Vergleich mit andern spezialisierten Formen für statthaft halten.

Es ergibt sich ohne weiteres, daß Heiderich andre Anschauungen vertreten muß, als derjenige, welcher die Vorgänge am muskulösen Achselbogen innerhalb der Primaten genauer studiert hat und deren Ordnungen verwandtschaftlich zusammengehörend erachtet.

Der Latissimus dorsi der Primaten dehnt sich in das Gebiet der Pectoralis-Gruppe ursprünglich nicht aus. Er inseriert als ein dorsaler Muskel der Gliedmaßen an den für die Dorsalmuskulatur bestimmten Flächen des Oberarmes. Er ist durch die vorderen Oberarm-Muskeln (Biceps, Coraco-brachialis) von den Insertionsflächen der Pectoralis-Gruppe getrennt. Dieses primäre, für alle Säugetiere geltende Ver-

halten kann abgeändert werden, z. B. bei der Katze (s. Heiderich), ob ohne Zutun des Haut-Rumpf-Muskels, ist unbekannt. Festzustellen, wie diese Abänderung zustande kommt, ist eine dankbare Aufgabe der vergleichenden Anatomie. Die primäre Anordnung kann auch beim Menschen in einen sekundären Zustand übergeleitet werden; aber nur unter Vermittelung von axillaren Resten des Haut-Rumpf-Muskels. Es handelt sich bei Feliden und beim Menschen, bei weit voneinander abstehenden Formen, vielleicht um ganz verschiedenartige Vorgänge, welche immerhin zu scheinbar gleichartigen Befunden führen können. Als Convergenzerscheinungen erhalten sie ihren Wert.

Alle Einzelbeobachtungen, soweit sie interpretationsfähig sind, behalten ihre Bedeutung für die umstrittenen Erklärungen. Von den durch Heiderich mitgeteilten neuen Beobachtungen ist die auf Fig. 7 abgebildete die wertvollste. Sie ist photographisch wiedergegeben und genauer beschrieben. Sie ist in der Tat eigenartig. Dies Eigenartige verlockte zur Vergleichung mit Formen, welche mit der menschlichen direkt nichts Gemeinsames haben.

Der Befund zeigt folgendes. Ein platter Muskel schließt an den Seitenrand des Latissimus dorsi an. Ein schmaler, deutlicher Spalt trennt beide. Der Faserverlauf beider ist ein paralleler. Die dem Latissimus anliegenden Bündel inserieren an der Latissimus-Sehne. Die oralwärts folgenden Bündel gelangen zu einem Sehnenbogen, welcher vom Rande des Latissimus dorsi zur Unterfläche des Pectoralis major und zum Coracoid sich ausdehnt. Vordere Randbündel ziehen direkt zum Coracoid. — Der abnorme Muskel füllt den Raum zwischen Latissimus und Pectoralis major aus; er ist caudal durch einen breiten Zwischenraum von letzterem getrennt und verschwindet cranialwärts unter ihm.

Wie der abnorme Muskel sich am Rumpfe verhält, ob er frei ausläuft oder an Rippen befestigt ist, ist nicht angegeben. Das Verhalten des Pectoralis minor ist nicht erwähnt. Da der abnorme Muskel bis an das Coracoid heranreicht, muß irgendwelche Beziehung zum Pectoralis minor bestanden haben. Diese Beziehung ist vielleicht eine derartige gewesen, daß sie die Zusammengehörigkeit beider hätte erkennen lassen. Auch die Innervation ist unbekannt geblieben. Mithin blieb an dem Falle nur übrig, einem Muskel eine Deutung zu geben, welcher vom Coracoid und distalwärts von ihm an der unteren Sehnenfläche des Pectoralis major ausging und unter Verbreiterung seines Bauches den Anschluß an den Seitenrand des Latissimus fand, wobei der zur Sehne des letzteren ziehende

Abschnitt des abnormen Muskels einen scharfgeschnittenen Sehnenbogen bildete, welcher über Gefäße und Nerven der Achselhöhle sich erstreckte.

Dieser im Wesen so einfache Muskel ist durch Heiderich als eine pectorale Portion des Latissimus dorsi gedeutet. Hierfür ist kein einziges sicheres Merkmal angeführt worden. Die bloße Erscheinung sollte schon die Erklärung sein. Nicht einmal die Innervation hat für die Deutung des Befundes ins Feld geführt werden können, welcher sogar auf die Carnivoren-Organisation zurückweisen soll. Das ist zu wenig für die Interpretation eines in der Erklärung umstrittenen Sachverhaltes. Die Möglichkeit indessen, daß Heidericus Auffassung von der Latissimus-Natur des abnormen Muskels richtig sei, gebe ich zu. Aber auch nicht mehr. Denn es besteht die andre Möglichkeit der Deutung, daß der Seitenteil eines Haut-Rumpf-Muskels sich erhalten und an den Latissimus sich enger angeschlossen habe. Dabei können Randbündel des letzteren losgelöst und zum Sehnenbogen in Beziehung gelangt sein. Zugunsten dieser Deutung könnte der vom Autor angegebene deutliche Spalt zwischen Latissimus und abnormem Muskel angeführt werden (l. c. S. 539). Vor allem aber fällt folgender Erscheinungskomplex zugunsten dieser Erklärung ins Gewicht. Der Ausgang des fraglichen Muskels vom Coracoid und von der unteren Fläche der Endsehne des Pectoralis major sowie der Verlauf zur seitlichen Rumpffläche sind die durchgehenden Eigentümlichkeiten eines von der Pectoralis-Gruppe abstammenden Hautmuskels. Die starke Entfaltung des abnormen Muskels spricht dabei selbstverständlich nicht gegen letztere Deutung, und der enge Anschluß an den Seitenrand des Latissimus ist für Reste eines Haut-Rumpf-Muskels gar nichts Ungewöhnliches. Um den Zweifler an dieser Tatsache zu belehren, diene der oben mitgeteilte, aufklärende Fall. — Eine dritte Möglichkeit der Deutung ist die, daß Teile eines Hautmuskels und losgelöste Latissimus-Randbündel im fraglichen Gebilde enthalten seien, etwa ähnlich wie im oben geschilderten Verhalten. Das läßt sich aber nachträglich aus der Vorlage schlechterdings nicht entscheiden. Wenn es aber der Fall sein sollte, so wäre die Überleitung der Latissimus-Teile durch den Hautmuskel in einer nicht mehr zu eruierenden Weise zustande gekommen. Dieser besitzt am Coracoid und an der Crista tuberculi majoris für alle Säugetiere primäre Stätten der Anheftung; während der »dorsale« Latissimus diese »ventralen« Skeletinsertionsflächen, auf welchem Wege auch immer, erst zu erwerben hat.

Heiderich hat bei seinem Befunde nicht alle Möglichkeiten der Deutung erwogen, bei der Anwendung der vergleichenden Methode aber eine sehr schiefe Bahn betreten.

Die bei Heiderich auf Fig. 9 und 11 abgebildeten Fälle sind so schematisch und ungenau gehalten, daß aus ihnen für die Förderung der Achselbogenfrage nichts Neues erschlossen werden kann. Wir verfügen über viel bessere Beispiele für diese Arten von Achselbögen, welche allerdings unter ganz andern Gesichtspunkten eine Besprechung erfahren haben. Es ist wahr, daß im Falle der Fig. 11 ein Latissimus-Abschnitt zum Achselbogen gelangt; denn der N. thoraco-dorsalis versorgt ihn. Welche Bestandteile aber sonst noch im Achselbogen bestehen mögen, lassen weder Figur noch Beschreibung erraten. Auf dem Gebiete des Achselbogens ist ebenso wie auf dem des Sternalis nur noch das zielbewußte Genaueste nutzbringend.

Die Arbeit Heiderichs regt aufs neue die Frage an, wie weit der Latissimus dorsi nach Verbindung mit dem muskulösen Achselbogen, einem Derivate des Haut-Rumpf-Muskels sich an der Bildung eines Achselbogens beteiligen und zur Insertion der Mm. pectorales sich ausdehnen könne. Ein wohlverbürgter Fall in der Literatur, wo der Latissimus dorsi den ganzen Achselbogen bildet, ist bis jetzt unbekannt. Wird er einmal bekannt, so hat man ihn als Endglied und nicht als Ausgangspunkt der gesamten Reihe einzuschätzen. Das fordert nach dem jetzigen Stande unsrer Erfahrungen die vergleichende Anatomie der Primaten. Die Verfechtung einer gegenteiligen Ansicht hätte viel Grundsätzliches zu stürzen, Neues aber mit einem andern als bis jetzt verwendeten Materiale aufzubauen.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Über die Beteiligung des Musculus latissimus dorsi an Achselbogenbildungen beim Menschen.

Von

Dr. **H. Bluntschli,**

Privatdozent und Assistent am anatomischen Institut Zürich.

Mit 8 Figuren im Text.

Diesen Zeilen vorstehend findet sich ein Aufsatz meines verehrten Chefs und Lehrers Georg Ruge[1] abgedruckt, in welchen derselbe der Achselbogenfrage neuerdings seine Aufmerksamkeit schenkt und vor allem die grundsätzlichen Gesichtspunkte scharf zeichnet, unter welchen eine weitere Förderung des Problems zu erwarten steht. Dabei mußte er sich mit den Auffassungen einiger neuerer Autoren (vor allem Böses[2] und Heiderichs[3]) beschäftigen, welche auf Grund keineswegs vollständiger und absolut nicht eindeutiger Beobachtungen für die Ableitung gewisser Achselbogenzustände vom Latissimus dorsi eintraten. Trotzdem Ruge bereits ausführlich das Irrtümliche in jenen Anschauungen auseinandergesetzt hat, folge ich seiner Aufforderung, an Hand einiger selbständig gemachter Beobachtungen auf das Tatsächliche in der Latissimus-Achselbogenfrage einzugehen. Ich tue es in der Hoffnung, daß die nachfolgenden Beobachtungen dazu beitragen möchten, die ganze Frage dem Boden der Gegensätzlichkeiten und Mißverständnisse etwas mehr zu entrücken, als dies bisher bei einzelnen, nicht gerade tiefgehenden Arbeiten der letzten Zeit der Fall war.

[1] G. Ruge. Ein Rest des Haut-Rumpf-Muskels in der Achselgegend des Menschen—»Achselbogen«, Morphol. Jahrb., Bd. XLI. 1910. S. 519—538.

[2] Böse. Über einige Muskelvarietäten, den Pectoralis major, Latissimus dorsi und Achselbogen betreffend. Morph. Jahrb., Bd. XXXII. S. 587—601. 11 Fig. 1904.

[3] F. Heiderich. Über Fascien und Aponeurosen der Achselhöhle, zugleich ein Beitrag zur Achselbogenfrage. Anatom. Hefte. Abt. Arbeiten aus anat. Instituten. Bd. XXX, Heft 92. S. 517—557. 12 Abb. 1906.

Daß in der Achselhöhlenregion des Menschen, sowie in der seitlichen Brustregion, eine oberflächliche, dem Panniculus carnosus zahlreicher Säugetiere homologe Muskulatur, in im einzelnen sehr wechselnden Erscheinungsbildern feststellbar werden kann, dürfte durch die umfassenden Untersuchungen L. Toblers[1] und die ausführlichen Darlegungen G. Ruges[2] einwandfrei bewiesen sein. Die nach den Anschauungen Böses und Heiderichs offene Frage ist nur die, ob alle Achselbogenbildungen auf Panniculusreste rückführbar sind oder ob zweierlei grundsätzlich unterscheidbare Bildungen bestehen, welche beide auf primitive, an sich aber gänzlich verschiedenartige, Verhältnisse hinweisen. Die Tatsache, daß Beziehungen zwischen Achselbogenbildungen einerseits, welche auf die Hautrumpfmuskulatur bezogen werden müssen und der Pectoralisgruppe entstammen, und Teilen des dorsalen[3] Latissimus dorsi anderseits vorkommen, ist längst festgelegt. Nicht immer bestehen diese nur in funktionell wohl wenig bedeutsamen, oberflächlichen Anlagerungen von Panniculuselementen an den breiten Rückenmuskel, sondern gar nicht so selten, wie dies schon Tobler (S. 500) deutlichst hervorhob, auch in funktionell wichtigen Verknüpfungen der beiden nachbarlichen Muskelgebilde. Durch diese Verbindung ist die Grundlage für die progressive Metamorphose gewisser Achselbogenbildungen gegeben, welche nur unter Annahme einer funktionellen Hypertrophie der ursprünglich gewiß zarten Panniculuselemente zu recht kräftigen Muskelgebilden verständlich werden. Diesen Beziehungen zwischen Achselbogenbildungen und Latissimus dorsi nachzugehen und dieselben spezieller zu untersuchen, kann als eine durchaus zeitgemäße und erwünschte Aufgabe gelten. Tobler ist auf diese Frage nicht näher eingegangen, hat uns aber nicht in Unklarheit darüber gelassen, daß er sich diese Verbindung als eine sekundär entstandene denkt (S. 501). Gehri[4], der eine sehr schöne Beobachtung mitteilt, pflichtet Toblers Anschauungen bei und auch Ruge (1905, S. 496) denkt ähnlich Er gruppiert die Beziehungen zwischen Hautrumpfmuskel und Latissimus in drei

[1] L. Tobler. Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Morph. Jahrb. Bd. XXX. S. 453—505, 27 Abb. 1902.

[2] G. Ruge. Der Hautrumpfmuskel der Säugetiere. — Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XXXIII. S. 379—531. 1905.

[3] Selbstverständlich nur auf die Gliedmaßen- und nicht auf die Rumpfmuskulatur bezogen.

[4] K. Gehri. Neue Beiträge zur Geschichte des Achselbogens des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. XXXI. S. 446—452. 2 Fig. 1903.

Reihen. Die erste (primärer Achselbogen) charakterisiert sich durch Verwachsung der Pars axillaris des Hautrumpfmuskels, bzw. von Resten derselben, mit den Randbündeln des Latissimus. Eine Zwischensehne teilt beide Komponenten. Beim zweiten Typus (zusammengesetzter oder sekundärer Achselbogen) spalten sich Randbündel des Latissimus dorsi vom Muskelbauch ab und dehnen sich axillarwärts aus, wobei der primäre Hautmuskelachselbogen ihnen als Anheftung dient[1]. Die dritte Möglichkeit (tertiärer Achselbogen), die rein hypothetisch konzipiert ist und bisher nicht einwandfrei beschrieben wurde, würde durch weitere Ausbildung der Latissimusbündel und Auswachsen gegen die Pectoralis major-Insertion bei gleichzeitiger Rückbildung des Hautrumpfmuskels zustande kommen müssen (Latissimus-Achselbogen). »In allen diesen Fällen wäre der Hautmuskelachselbogen der Ausgangspunkt für die Brückenbildung zwischen Pectoralis und Latissimus.« Neuerdings haben, in Anlehnung an ältere Angaben von Testut, Endres und Le Double (zitiert nach Ruge 1905, S. 501 ff.), Böse und Heiderich den Anlauf zu andersartiger Auffassung der Verhältnisse genommen. Sie sprechen von Latissimusachselbögen, welche als Reste der bei Carnivoren und Nagern beobachteten pectoralen Portion des breiten Rückenmuskels zu gelten hätten. Ich kann es mir versagen, ihre Darlegungen genauer auszuführen, nachdem dies soeben in Ruges Aufsatz (1910) eingehend geschehen ist. Es findet sich dort auch die genauere Begründung für die Ansicht, daß ihr Versuch als ein unglücklicher zu gelten habe. Wenn ich die Frage erwäge, wie jene Verfasser zu ihren Folgerungen kamen, kann ich mich des Schlusses nicht erwehren, daß ihnen der große und ungemein lehrreiche Eindruck fehlte, welcher sich dem Primatenforscher bei seinen Untersuchungen an den verschiedensten Organsystemen tagtäglich mit aller Macht aufdrängt: eine einheitliche Säugetiergruppe vor sich zu haben. Wenn er dann mit geschultem Auge eine Katze, einen Hund, ein Meerschweinchen oder Kaninchen — alles Tiere, auf die Böse und Heiderich ihre Folgerungen stützen — zergliedert, trifft er auf Schritt und Tritt grundsätzliche Differenzen, die an sich dem Ungeübten nicht besonders tiefgreifende zu sein scheinen, aber dem, der nun einmal die Zustände der Primatenlegion überblickt und bei allen artlichen und individuellen Besonderheiten den durchaus einheitlichen Grundcharakter im Primatenbau, welcher sich sehr wohl vom Grundtypus

[1] Hierher gehört der Fall Gehri S. 451.

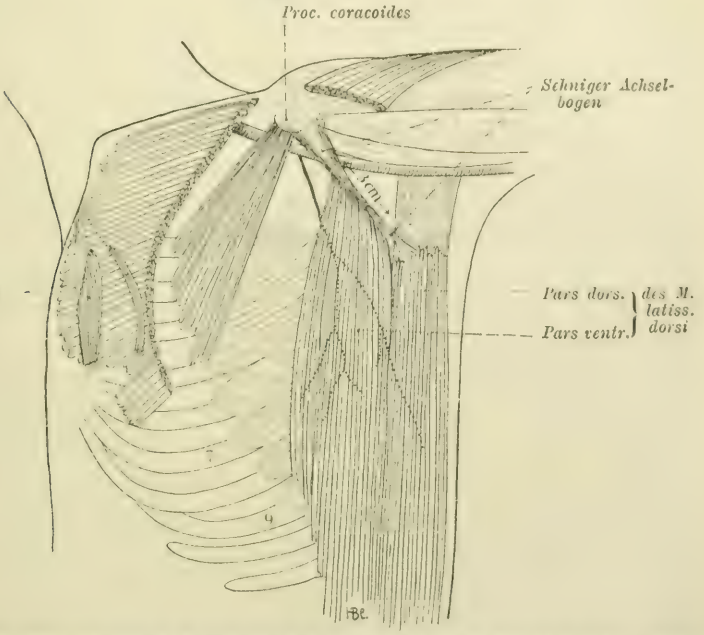
der Säuger überhaupt unterscheiden läßt, erfaßt hat, zu auffallenden Unterschiedlichkeiten werden. Es liegt in der vergleichend-morphologischen Forschungsmethode, sofern sie Anspruch darauf machen will, über die inneren, verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen zueinander etwas auszusagen, die Voraussetzung begründet, daß sie von reicher und auf allgemeinere Kenntnisse gestützter Erfahrung über das zu vergleichende Material getragen sei, denn nur dann ist die Möglichkeit gegeben, eine Scheidung zwischen an sich wesensgleichen Befunden, welche zu wichtigen Dokumenten der Stammesgeschichte werden, und wesensähnlichen, weil durch konvergente Entwicklung bei einander durchaus fernstehenden Formen entstandenen Zuständen, durchzuführen. Ohne diese Einschätzung der Tatsachen auf Grund eines Erfahrungsschatzes der Forschung hört die vergleichende Anatomie auf, eine ernste Wissenschaft zu sein, — denn, wie Claude Bernart treffend sagt, machen nicht die Tatsachen die Wissenschaft aus, sondern die Folgerungen und Schlüsse, die man aus den Tatsachen zieht. Vergleichende Morphologie zu treiben, ohne reiche eigene oder fremde Erfahrungen über das zu vergleichende Material in Berücksichtigung zu ziehen, muß als ein verfehltes Bemühen gelten, ganz dazu angetan, eine an sich treffliche und hochbedeutsame Forschungsrichtung zu diskreditieren.

Nach diesen Überlegungen wollen wir dazu übergehen, das Tatsachenmaterial über den Anteil des Latissimus dorsi an Achselbogenbildungen genauer anzusehen. Dabei möchte ich von den eigenen Beobachtungen ausgehen, die ich auf dem Züricher Präpariersaal machte.

Abbildung 1 stellt eine starke Verbreiterung des Latissimus dorsi in die seitliche Thoraxregion dar, wobei es im Insertionsteil zu einer Gliederung der Muskelmasse in eine ventrale Partie und eine dorsale, letztere fortgesetzt in die reguläre Latissimussehne, gekommen ist. Der ventrale Teil heftet sich unter teilweiser Abbiegung der Muskelfasern an einen Sehnenstreifen fest, der auf der unteren Grenzlinie der Latissimussehne beginnt, als schmales Gebilde gegen den Coracoidfortsatz gerichtet ist und daselbst, wie nach lateral von dieser Stelle, in die den Musculus coraco-brachialis bedeckende Fascienlamelle ausstrahlt. Dabei läßt sich an dieser Insertionssehne eine Verstärkung am ventralen Rande, der zum Processus coracoides läuft, wie auch am lateralen, der gegen den Coracobrachialis und die Insertion des Pectoralis major ausstrahlt, feststellen, dazwischen ist die Sehne entschieden zarter. Die muskuläre Insertion an diesem Bandstreifen hat 3 cm Breite, der ventrale Insertionsteil des ver-

breiterten Sehnenstreifens ist nahezu ebenso lang. Daß der ganze Muskel als Latissimus dorsi aufzufassen ist, erscheint mir zufolge der Innervation durch den N. thoraco-dorsalis undiskutierbar. Während im oberen Teil die Pars ventralis und dorsalis dieses Muskels deutlicher getrennt erscheinen, erfolgt nach unten von einer Höhe, die etwa der Horizontalprojektion der Serratusanheftung an der 5. Rippe entspricht, eine so innige Aneinanderlagerung beider

Fig. 1.



Schniger Achselbogen mit ventraler Verbreiterung des Latissimus dorsi bei einem 47jährigen Italiener. (Leichen Nr. 09/82.)

Portionen, daß man von einem einheitlichen Muskel sprechen muß. Durch Verfolgung der Faserrichtung läßt sich nachweisen, daß in die Pars ventralis noch ein Teil der Muskelzüge übergeht, der von der Ursprungsaponeurose des Latissimus stammt, ebenso die Rippenzackenfasern und einzelne oberflächliche Faserzüge, die auf der untersten Serratuszacke, sowie zwischen dieser und der obersten Rippenzacke des Latissimus fascialen Ursprung nehmen. Die Pectoralismuskeln zeigten keine wesentlichen Besonderheiten, doch bestand ein rechtsseitiger M. sternalis, welcher aus zwei Bündeln zusammengesetzt war, die in der Gegend des Angulus sternalis sehnig, in Zusammenhang mit rechts- und linksseitigen Pectoralis-

fasern, entsprangen. Das mediale Bündel wird etwa in der Höhe des Unterrandes der 3. Rippe fleischig, ist recht kompakt und breit und inseriert an der Rectusscheide am Unterrand der Pars sternocostalis des Pectoralis major, d. h. entsprechend der Höhe des 5. Rippenknorpels. Das laterale Bündel macht eine starke Krümmung durch, es ist ein zarter schmaler Strang, der aus sehr feiner Sehne hervorgeht und auf jener Zacke des Pectoralis major fascial endet, welche sich an der Knorpelknochengrenze der 5. Rippe anheftet.

Unsere Beobachtung zeigt reichliche Anklänge an Zustände, wie sie vor allem Heiderich beschrieb. Er hat in verschiedenen Figuren[1] die starke Ausdehnung des Latissimus dorsi auf eine Sehnenbrücke, »die sich vom Rande des Latissimus dorsi zur Unterseite des M. pect. major und zum Processus coracoides ausspannt« gesehen und auch für diese zum Teil ventral von den Achselhöhlengefäßen und Nerven inserierenden Muskelzüge gelegentlich eine dorsale Innervation festgestellt. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß Heiderich meine Beobachtung seinen Latissimusachselbögen ohne weiteres beizählen würde. Für die Bewertung der Beobachtung wird nun die Frage von prinzipieller Bedeutung, ob die Latissimusfasern zu jenem Sehnenbogen nur sekundäre Beziehung besitzen, ihn gewissermaßen nur als Brücke zur Wanderung ihres Angriffspunktes benutzten, oder ob der Sehnenbogen die eigentliche Endsehne der ventralen Latissimusportion von vornherein darstellt. Heiderich nimmt das letztere als bewiesen an, — ich hoffe zeigen zu können, daß erstere Auffassung, die schon von Ruge (1905, S. 497) auf Grund einiger älterer Beobachtungen vertreten ward, nach unseren heutigen Kenntnissen tatsächlich allein in Frage kommt. Das genaue Insertionsverhalten unseres Falles tut zweierlei dar, 1. daß jene Sehnenbrücke auf den Vorderrand der Latissimussehne aufgelagert sein muß und nicht einen Teil derselben darstellt, wie der Verlauf der Sehnenfasern einwandfrei zeigt, 2. daß die Fasern der ventralen Latissimusportion sich alle, namentlich die hinteren, entgegen ihrer eigentlichen Verlaufsrichtung unter leichter Abbiegung nach ventral festheften. Letzteres kann wohl kaum als primitives Verhalten gedeutet werden, denn gerade die Carnivorenzustände, auf die sich Heiderich beruft, widersprechen dem entschieden, ersteres scheint mir auch die Erklärung für jenen merkwürdigen Faserverlauf im sehnigen Teile muskulöser Achselbögen abzugeben, von dem Heiderich

[1] Fig. 7–11.

in seinen Fig. 8 und 9 Darstellungen gibt, die durchaus nicht den Charakter ursprünglicher Verhältnisse, vielmehr von sekundären Verschiebungen und Verlagerungen tragen. Schon dies weist darauf hin, daß jene Sehnenbrücke dem Latissimus dorsi ursprünglich fremd gewesen sein dürfte.

Woher kann nun diese Sehnenbrücke (Aponeurotischer Achselbogen, Langers) stammen? Nach allem was bisher von menschlichen Varianten wie an Befunden niederer Primaten festgestellt werden konnte, liegt die Ableitung vom sog. axillären, muskulären Achselbogen, dem Rudiment eines zur Rückenhaut ziehenden Hautmuskelteiles niederer Formen am nächsten. Nur wenn diese Ableitung mit Sicherheit ausgeschlossen werden könnte, wäre an andre Dinge zu denken. Sie läßt sich aber in unserm Fall durchaus wahrscheinlich machen und durch andre Befunde direkt beweisen. In unsrer Beobachtung sprechen zwei oben erwähnte Punkte für die sekundäre Beziehung des Latissimus zu der Sehnenbrücke, ebenso wie die Tatsache, daß die Äste des N. thoraco-dorsalis erst tief unten in die Pars ventralis des Latissimus eintreten, was nach Nussbaums[1] Beobachtungen auf ein Auswachsen dieser Partie des Latissimus nach cranial und ventral hinweist, es spricht für die ursprüngliche Hautmuskelnatur des Sehnenstreifens die Endausstrahlung gegen den Processus coracoides und die Fascienbedeckung der vorderen Armmuskeln (Coracobrachialis, Biceps). Die Insertionsausdehnung des Panniculus carnosus der Primaten ist in primitiven Zuständen (Tobler) eine große, sie reicht von der Crista tuberculi majoris zur Fascie auf Biceps und Coracobrachialis und bis zum Rabenschnabelfortsatz. Die Mannigfaltigkeit im Insertionsverhalten muskulärer und schniger Achselbogenbildungen beim Menschen beruht gerade auf dem im Einzelfall ungleichen Erhaltenbleiben ausgedehnterer Anlagen. Schon bei den Affen ist die Pars axillaris des Hautrumpfmuskels vielfach reduciert und an der Insertion verschmälert. Die letztere findet sich (vgl. Tobler, S. 486), 1. entweder gemeinsam mit der Pectoralis major-Sehne, oder 2. von dieser getrennt an der Crista tubere. maj., oder 3. an der Fascie über der langen Bicepssehne, dem kurzen Bicepskopf und dem Coracobrachialis, in einzelnen Fällen strahlen die Insertionsfasern zum Humeruskopf, zur Gelenkkapsel und zum Processus coracoides aus.

[1] Nussbaum. Muskel und Nerv. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft, Straßburg 1894.

Für die Ableitung des schnigen Achselbogens von Hautrumpfmuskelresten sprechen nun vor allem seine Beziehungen zu den lateralsten Teilen des großen Brustmuskels, zur sog. Portio abdominalis, die einer tiefen Pectoralisschicht entstammt, gelegentlich als Pectoralis quartus noch selbständig getroffen wird und sehr häufig noch intensivere Beziehungen zum Skelet vermissen läßt, d. h. erst sekundär zu einem Teil des Pectoralis major geworden sein dürfte. Für solche Verbindungen kann ich eine Reihe von Belegen beibringen.

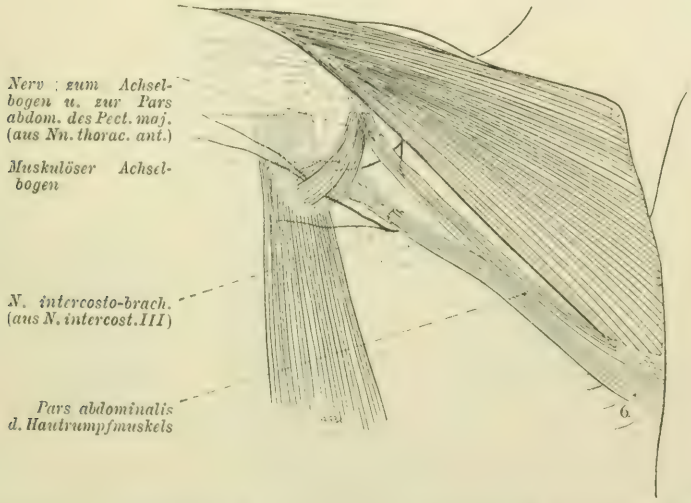
Ehe ich auf ihre Schilderung eingehe, sei in Kürze der Einteilung der Hautrumpfmuskulatur des Stammes, die sich stets von der tiefen Pectoralschicht herleitet und deshalb primär stets Beziehungen zum Pectoralis minor besitzt, gedacht. Diese tiefe Matrix der Panniculusschicht deutet unzweifelhaft auf die sekundär erworbenen Beziehungen zur Haut hin[1]. Auf der Wanderung dieser Muskulatur kam es zur Überschichtung von andern Muskeln, die nichts mit der Genese der Hautrumpfmuskulatur zu tun haben. Die Ausdehnung erfolgte nach hinten und unten, durch die Achselhöhle und auf die Rückenmuskulatur (Pars axillaris et dorsi), sie erfolgte nach unten in die seitliche Thoraxregion und führte zur Überschichtung über den Serratus anterior (Pars thoracalis lateralis), sie ging auch nach ventral und unten (Pars abdominalis). Diese Teile hängen vielfach kontinuierlich zusammen, ihre Unterscheidung im einzelnen ist nur dort durchführbar, wo es zu Trennungen kam. Von ihnen allen treten beim Menschen noch Reste in Erscheinung, auch hier aber sind wir bisweilen im Zweifel, ob wir Einzelbündel diesem oder jenem Teil zuzurechnen haben. So ist für Randfasern, die sich dem Latissimus anschmiegen, die Zugehörigkeit zur Pars dorsi oder zur Pars thoracalis lateralis nicht immer genau festzulegen. Es sind intermediäre Züge, die bei Erhaltensein einer Pars dorsi zu ihr, bei Bestehen einer Pars thoracalis lateralis (Fall Bascho[2]) zu dieser gezählt werden können. Deutlicher gesondert ist in der Regel die Pars abdominalis. Sie wird durch Anlagerung an den Pectoralis major und Assimilierung durch diesen zu einer Portio abdominalis desselben mit mehr oder weniger deutlichen Skeletanheftungen. Wir können also die ventralen Hautmuskelabkömmlinge (Pars abdominalis) in gewissen Gegensatz zu den dorsalen (Pars

[1] Tobler, l. c. S. 462.

[2] Bascho, Paula. Beobachtung eines Restes des Hautrumpfmuskels beim Menschen, Pars thoracalis lateralis desselben. Morph. Jahrb. Bd. XXXIII. 1905. S. 374—378.

axillaris et dorsi, Pars thoracalis lateralis) bringen. Dieser Gegensatz charakterisiert sich auch im Insertionsverhalten, die Pars ventralis ist inniger dem Pectoralis major verbunden, die Pars dorsalis in der Regel noch weit näher in Beziehung zur tiefen Pectoralisschicht, dem Pectoralis minor. Eine Kreuzung der Faserrichtung im Insertionsteil wird aus diesem Verhalten verständlich, sie besteht zum Teil schon bei niederen Primaten und prägt sich in interessanten Befunden beim Menschen auffallend deutlich aus. Wo sie fehlt, handelt es sich um Rückschläge auf ältere Zustände, wo die Pars

Fig. 2.



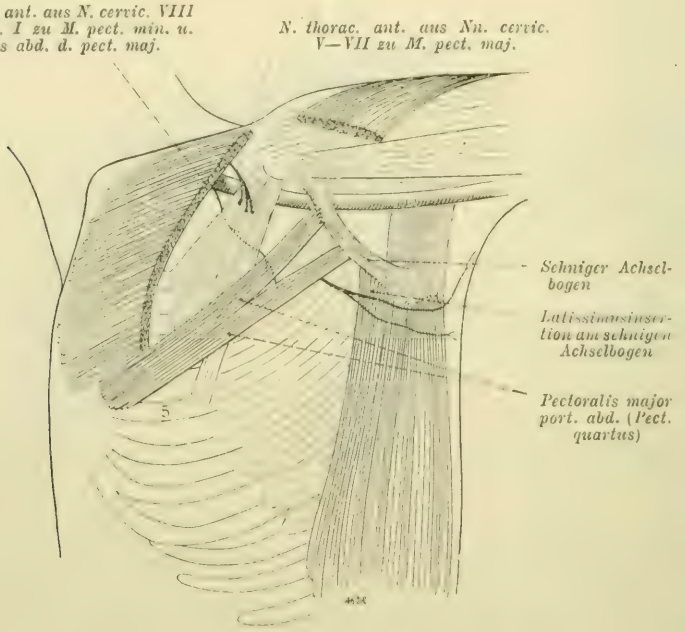
Achselbogen eines 70jährigen Mannes aus dem Bezirk Andelfingen, Kanton Zürich (08/86).

dorsalis und ventralis des Hautrumpfmuskels noch nicht voneinander geschieden waren.

In Toblers Fig. 22 und 23 (S. 496 u. 498) sind Zustände erkennbar, wo sich die Insertion der Pars abdominalis (bzw. Portio abdominalis des Pectoralis major) auf die Insertion der Pars dorsalis des Hautrumpfmuskels, die sich nicht rein muskulös erhalten, sondern zum größten Teil in einen langen Sehnenstreifen umgewandelt hat, verschoben findet. Hier reihen sich neue Befunde ein, die ich nunmehr besprechen und in ihrer Bedeutung würdigen will. — Bei einem 70jährigen Manne (Abb. 2) traf ich einen schönen muskulösen Achselbogen, deutlich auf die Insertionssehne des Latissimus dorsi aufgelagert und durchbohrt vom N. intercosto-brachialis, wie dies so häufig angetroffen wird. Seine platte Insertionssehne schließt

sich der Unterfläche der Pectoralis major-Insertion an, wobei sich ihr ein mediales Bündel der Pars abdominalis beigesellt, während sich ein laterales Bündel durch sehnige Faserzüge an der Fascienbedeckung seines Unterrandes, nicht weit vom vorderen Latissimusrande, anheftet. Diese Pars abdominalis charakterisiert sich auch im Ursprungsverhalten als dem Pectoralis major fremd, ihre sehnigen Fasern überkreuzen die untersten Ursprungszüge der Pars sternocostalis genannten Muskels. Die Innervation des Achselbogens und

Fig. 3.



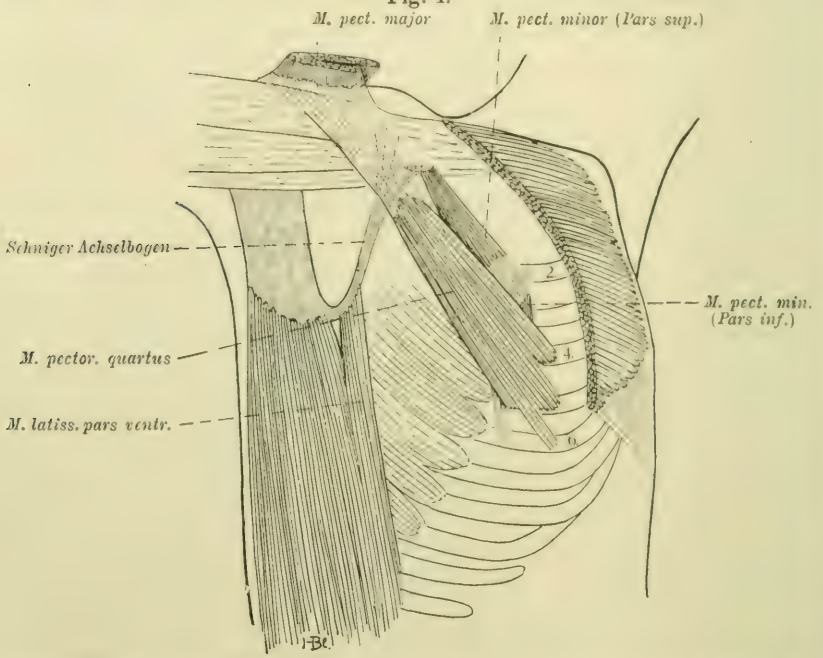
Sehniger Achselbogen eines 35jährigen Italieners. (09/77).

des oberen Bündels der Pars abdominalis geschah durch Ästchen der Nn. thoracales anteriores, die Innervation des unteren Bündels konnte ich nicht feststellen, sie wird wohl vom selben Nerven erfolgt sein. Die ganze Beobachtung erinnert stark an Toblers Fig. 23 (S. 498). — Etwas anders lagen die Verhältnisse bei dem Italiener der Abb. 3. Ein muskulöser Achselbogen fehlt, dagegen besteht die Pars abdominalis des Pectoralis major aus zwei fleischigen Zügen, die sich an einer Sehnenbrücke befestigen, welche in ihrem ganzen Verlauf durchaus an den sehnigen Achselbogen unserer Fig. 1 und den muskulösen unserer Abb. 2 erinnert und wohl mit Recht

als sehniger Rest einer Pars dorsalis der Hautmuskulatur gedeutet werden darf. Ihre Auflagerung auf die Latissimussehne, wie der Übergang in die Fascie auf Biceps und Coracobrachialis mit teilweiser Ausstrahlung zum Processus coracoides (ähnlich wie in Toblers Fig. 23) spricht dafür. Auch hier ward die Innervation der Pars abdominalis durch Nn. thoracales anteriores und zwar durch einen dorsal vom Pectoralis minor verlaufenden und auch diesen Muskel innervierenden Zweig festgestellt. — Die Abb. 2 u. 3 zeigen deutlich, wie die Pars dorsalis des Panniculus zur Brücke für lateralwärts wandernde Faserzüge der Pars abdominalis werden kann, und wir werden kaum fehlgehen, in diesen Verlagerungen die Ausbildung funktionell wichtiger Verknüpfungen zweier Muskelteile zu sehen, die ursprünglich einander nur angelagert waren und daher aufeinander keine Wirkung auszuüben vermochten. Es fehlen jegliche Anhaltspunkte, solche Zustände als primäre auffassen zu können, — es müssen Fortbildungen sekundärer Natur sein, von denen wir nicht wissen, ob ihnen eine grundsätzliche prospective Bedeutung für die menschliche Art oder — was wahrscheinlicher ist — nur singulärer Charakter zukommt. Das Bedeutsame dieser Befunde für die Frage der Latissimusbeziehungen zum sehnigen Achselbogen erhellt ohne weiteres, zumal in Abb. 3 sich auch ein vorderer Teil der Latissimusfasern an diesem sehnigen Achselbogen angeheftet findet. Hier kann dieser Zustand nicht anders als ein sekundärer sein, und damit haben wir durch Rückschluß die einwandfreie Berechtigung gefunden, auch die große Ausdehnung des Latissimus auf den sehnigen Achselbogen unserer Abb. 1 durch eine sekundäre Überwanderung von Latissimuselementen auf einen vom Hautmuskel ableitbaren Sehnenbogen zu erklären, die wohl im Hinblick auf die funktionelle Tätigkeit des nunmehr an Wirksamkeit ergiebigeren Latissimus interessant erscheint, in morphologischer Hinsicht sich aber nicht als primitives Verhalten, wie Heiderich meinte, charakterisiert. — In analoger Weise muß nunmehr das Latissimusverhalten unserer Abb. 4 aufgefaßt werden. Hier treffen wir eine starke Pars abdominalis (Pectoralis quartus) im Ursprung vollkommen selbständig dem Pectoralis major gegenüber, die von der 4.—6. Rippe fleischig entspringt und mit breiter, platter und zarter Sehne in Zusammenhang mit der Crista tuberculi majoris wie mit dem Processus coracoides steht. Sie überkreuzt einen sehnigen Achselbogen von gleichem Verlauf, wie in unseren Abb. 1 und 3, an dem sich eine in den oberen Partien vom übrigen Latissimus gesonderte Pars ventralis

des Muskels in den Seitenteilen des Unterrandes anheftet. Ungemein eigenartig ausgebildet zeigt sich in diesem Falle die tiefe Pectoralismuskulatur der einen Körperseite. Der Pectoralis minor wird linkerseits durch zwei Muskeln repräsentiert, die beide relativ zarte Gebilde darstellen. Ein oberer beginnt mit zarten und zum Teil sehr langen Sehnenfasern von der 2.—6. Rippe und zieht als fleischiger, sich verschmälernder Muskelbauch zum Processus coracoides, wo er

Fig. 4.

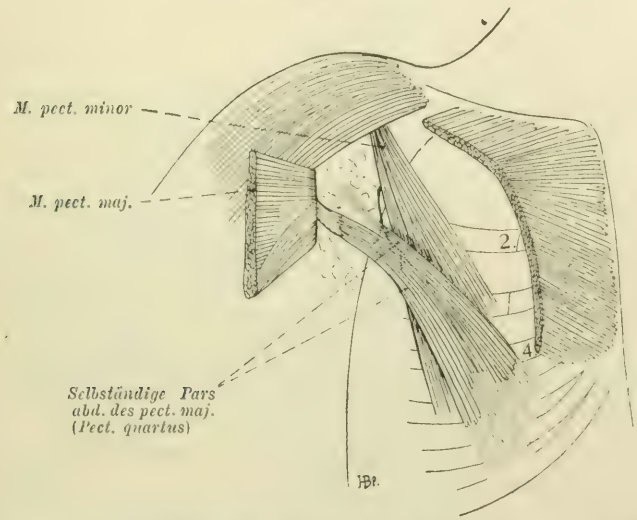


Pectoralis quartus und sehniger Achselbogen mit Latissimusbeteiligung bei einem 73jährigen Manne aus dem Kanton Zürich (Bezirk Uster). (09/69.)

sich am Medialrand, direkt medial von der Anheftung des sehnigen Achselbogens befestigt. Ein zweiter Muskel verläuft ziemlich longitudinal, von der 5. zur 6. Rippe und wird von den sehnigen Ursprüngen des oberen in seinen lateralen Teilen überdeckt. Die Erklärung dieser Verhältnisse bereitet Schwierigkeiten. Sie kann wohl kaum durch die Stammesgeschichte allein gefunden werden, wenigstens fehlen zurzeit Angaben, auf welche zurückzugreifen wäre. So liegt es nahe, an pathologische Bildungen in der Ontogenie zu denken, obgleich sich auch hierfür keine weiteren Anhaltspunkte ergeben. Sehen wir von diesen Zuständen der tiefen Pectoralisschicht ganz ab, so bietet der Befund Interesse vor allem durch die starke Aus-

bildung des ebenfalls nur links vorhandenen Pectoralis quartus, welcher am Skelete ausgedehnte Ursprünge fand und vielleicht sich gerade deshalb so stark entwickelte, um die Aufgabe des reducierten und mißgebildeten Pectoralis minor erfüllen zu können, wobei selbstverständlich die Anlage des Muskels nicht durch jene Verhältnisse bedingt, wohl aber seine Entfaltung aus der embryonalen Anlage dadurch gegeben gewesen sein dürfte. Die Möglichkeit, funktionell den Pectoralis minor zu ersetzen, dürfte auch der Grund sein, warum sich hier Insertionsbeziehungen des Pectoralis quartus (seu Pars

Fig. 5.



Pectoralis quartus (Pars abdominalis des Hautrumpfmuskels) bei einem 67jährigen Manne aus dem Kanton Zürich (Bezirk Affoltern) (04/64).

abdominalis des Panniculus) zum Processus coracoides erhielten, wie solche nicht so gar häufig getroffen werden und auf relativ sehr ursprüngliche Verhältnisse des Zusammenhangs von Pars dorsalis und ventralis des Panniculus hinweisen, wie dies schon oben skizziert wurde. — Auf solche alte Zusammenhänge des Pectoralis quartus (Pars abdom. des Panniculus) mit dem Pectoralis minor deuten nun auch Faserzüge unsrer Abb. 5 hin, welche sich vom oberen Rand der Pars abdominalis lösen und die zwischen den Insertionen von Pectoralis major und minor mit zarten Sehnenfasern ins Fettpolster der Achselhöhle ausstrahlen.

Sahen wir oben Beziehungen des Latissimus dorsi zum sehnigen Achselbogen sich in sekundärer Weise ausbilden, so gibt es noch eine zweite Gruppe von Zuständen, in denen der Latissimus Fortbildungen in der Achselhöhlenregion erkennen läßt. Für diese mögen die Abb. 6 u. 7 als Beleg dienen.

Es sind seit längerer Zeit Beobachtungen beim Menschen beschrieben worden, bei welchen die Insertion des Pectoralis major auf die Fascie des Oberarmes oder bis herab zum Epicondylus medialis verlängert erschien. Bald handelt es sich um isolierte Randbündel des Pectoralis, welche von unteren Rippen entspringen (Chondro-epitrochlearis Duvernay), bald um eine einheitliche Verbreiterung der Insertion des Pectoralis major in sehr wechselnder Stärke und Ausdehnung (Testut[1], Le Double[2]). Diese Zustände werden meist auf tierische Zustände bezogen, wie sie sich in ähnlicher Ausdehnung bei niederen Säugetieren und unter den Primaten z. B. bei *Hylobates* finden (Kohlbrugge[3]). Es fehlt aber an genaueren Untersuchungen, speziell über die Beteiligung der Panniculusabkömmlinge an diesen Pectoralisausdehnungen. Aus verschiedenen Gründen ist es wahrscheinlich, daß die Pars abdominalis des Hautrumpfmuskels beim Zustandekommen dieser Bildungen eine nicht unwichtige Rolle spielt. Auch beim Menschen stehen echte Panniculusachselbögen nicht selten in Verbindung mit solchen Pectoralisrandbündeln zum Oberarm oder Ellbogen (Tobler, Fig. 24, S. 499; Böse, Fig. 2, S. 589). Die bisher beschriebenen Befunde dieser Art zeigen muskulöse Achselbögen mit Ursprung von der Latissimussehne und Insertion an dem Sehnenstreif, welcher entsprechend dem Lig. intermusculare mediale zum medialen Ellbogenknorren zieht.

Unsre Beobachtung Fig. 6 weist wesentlich andre Zustände auf. Sie läßt sich aber, wie mir scheint, doch mit jenen älteren Angaben in gewisse Beziehung bringen. — Bei einem 54jährigen Manne fand ich einen muskulösen Achselbogen mit Ursprung von einem langen (lateralen) Sehnenstreifen, der von der Fascie auf dem Serratus anterior ausging und aufs innigste der Latissimussehne angelagert, sowie an dieser adhärent, lateralwärts zog, um in die Fascie des Oberarmes an deren medialer Seite auszustrahlen. Die vordersten

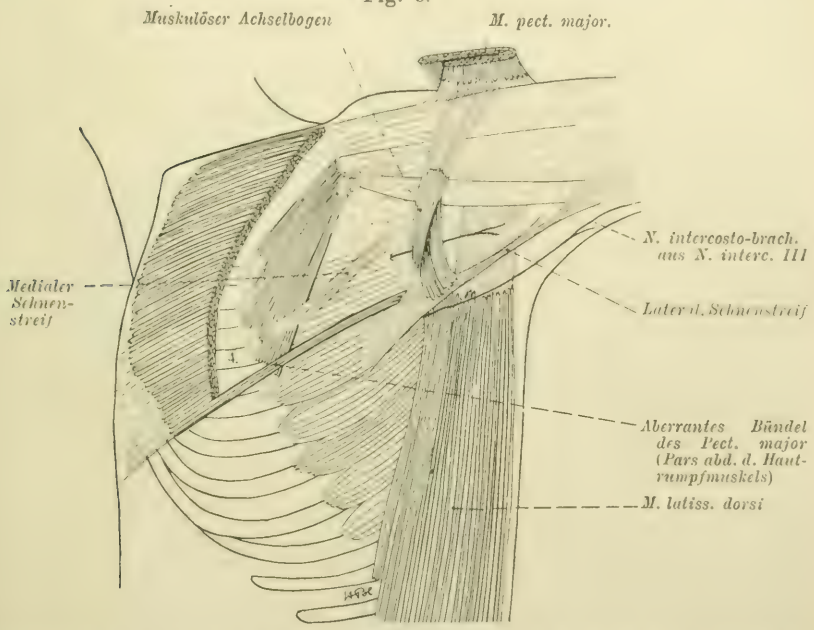
[1] Testut, L. Les Anomalies musculaires chez l'homme. Paris 1884. p. 17 ff.

[2] Le Double. Traité des Variations du Système musculaire de l'homme. Paris 1897. Tome I. p. 248 ff.

[3] Kohlbrugge. Muskeln u. Nerven der Primaten. Verh. d. K. Akademie van Wetenschappen Amsterdam (Tweede Sektie) Deel V, Nr. 6. 1897. p. 60.

Latissimusfasern hefteten sich an der Unterfläche dieses Stranges unter leichter Abbiegung nach ventral gerade an jener Stelle fest, wo von der Oberfläche des Streifens der muskulöse Achselbogen abging. Vom Unterrand des Pectoralis major her (Pars abdominalis) zog ein feines Muskelband zum Oberrand des geschilderten Sehnenzuges, und ich gewann durchaus den Eindruck, als ob ein vom Achselbogenursprung überdeckter Teil des Sehnenstreifens die direkte Fortsetzung dieses Muskelbündels darstelle. Ein zweiter mehr medial

Fig. 6.

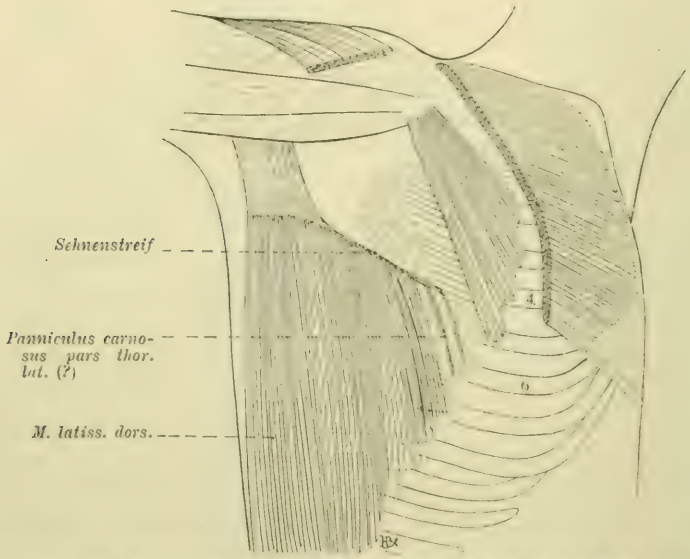


Sehnenstreifen und Muskelzüge der Achselhöhle bei einem 51jährigen Manne aus dem Kanton Zürich Bezirk Bülach (09/8).

und cranial gelagerter, schwächerer Sehnenstreif ging ungefähr parallel zum ersteren vom Außenrand des kleinen Brustmuskels aus und endete auf dem Fettpolster der Axilla. Am Pectoralis minor bestand eine Verbreiterung der Insertion nach lateral vom Processus coracoides im Übergang einzelner Sehnenfasern in die Fascie auf Coracobrachialis und Biceps. Die Insertion des muskulösen Achselbogens fand sich mit der Unterfläche des Pectoralis major verbunden. Es ist naturgemäß ein schwieriges Ding, eine so isoliert stehende Beobachtung morphologisch zu bewerten und einzuschätzen. Sichere Pfade können hier nicht beschritten werden, aber in hypothetischer

Weise läßt sich vielleicht doch ein Urteil gewinnen. Es will mir scheinen, als ob in jenem zarten vom Pectoralis major-Unterrand ausgehenden Muskelband und im lateralen Sehnenstreifen sich die Reste jenes oben erwähnten Chondro-epitrochlearis erkennen lassen, als ob der Latissimus, da dieser Sehnenstreif mit seiner Endsehne in innigsten Kontrakt kam (warum, bleibt fraglich), die Möglichkeit zur Abspaltung medialster Faserzüge und damit einen neuen Angriffspunkt seiner Wirkung bekam. Vielleicht ist darin der Grund zu sehen, daß ein muskulöser Achselbogen sich in so starker Aus-

Fig. 7.



Starke Verbreiterung des Latissimus dorsi nach ventral bei einem 55jährigen Manne aus Oberbayern (09/90).

bildung entfalten konnte (funktionelle Hypertrophie, der an sich wohl schwächeren Anlage). Die Lagerung des muskulösen Achselbogens auf dem lateralen und die Existenz des medialen Sehnenstreifens deuten aller Wahrscheinlichkeit nach auf recht starke Umbildungen der ursprünglich wohl anders gestalteten Anlage hin. — Obgleich der geschilderte Befund ein klarer und eindeutiger nicht genannt werden kann, habe ich ihn hier dargelegt in der Absicht zu zeigen, daß Verbindungen von Pectoralis- und Latissimusmuskulatur noch in andrer Art und Weise möglich und denkbar sind als jene, die in dem ersten Abschnitt dieser Mitteilung Besprechung fanden und die weit häufigere Vorkommnisse darstellen.

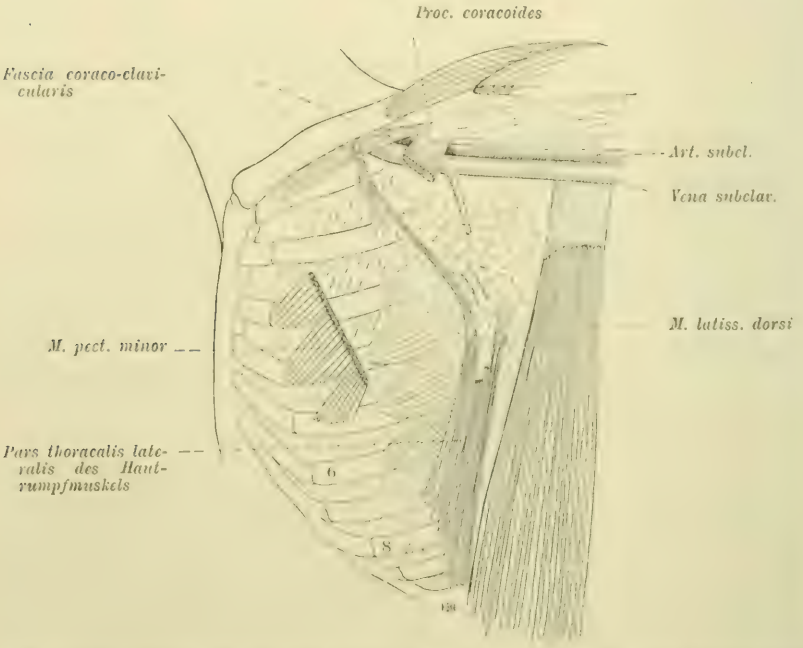
Noch weniger in ihrer morphologischen Bedeutung klarzulegen sind die Zustände der Fig. 7, charakterisiert durch eine außerordentlich breite scheinbar in Kontinuität mit dem Latissimus stehende Muskelplatte, deren Ursprünge sich auf der Fascie des Serratus anterior finden und deren Faserzüge an einem schmalen Sehnenstreifen enden, welcher in schräger Richtung gegen die Latissimussehne hinläuft, in der er am vorderen Rande verstreicht. Leider konnte ich die Innervation dieser Muskelbündel nicht feststellen. Es scheint mir nicht unmöglich, daß es sich hier nicht nur um eine Latissimusverbreiterung, sondern eventuell auch um Reste einer Pars thoracalis lateralis des Panniculus carnosus handelt. Der schräge Sehnenstreifen erinnert im übrigen stark an den lateralen Sehnenzug unsrer Abb. 6. Es wird in Zukunft darauf zu achten sein, wie sich beim Fehlen muskulöser und sehniger Achselbogenbildungen der Vorderrand des Latissimus dorsi verhält. Man findet nämlich nicht ganz selten auch in solchen Fällen einige Randfasern mit fascialem Ursprung und fascialer Insertion. Ob es immer Rudimente des Panniculus sind, muß erst genau festgestellt werden, die Möglichkeit von Abspaltungen aus dem Latissimusgebiet ist, nach den Erfahrungen, die wir im obigen darlegen konnten, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, aber nur durch genaue Einzelbeobachtungen zu erhärten.

Zweifellos eine Pars thoracalis lateralis des Hautrumpfmuskels liegt in der Beobachtung vor, welcher unsre Fig. 8 nachgebildet wurde. Es handelt sich wieder (3mal unter den 8 geschilderten Fällen, was bei der Zusammensetzung des Züricher Leichenmaterials[1] eine durchaus auffällige Erscheinung ist) um die Leiche eines Italieners. Pectoralis major und minor, wie der Latissimus boten keine Besonderheiten. Auffallend ist ein zartes, fleischiges, plattes Muskelband, welches in geringem Abstand vom Vorderrand des breiten Rückenmuskels verläuft. Die lateralsten Fasern endigen mit zarten Sehnenzügen im Fett der Achselhöhle, dann folgen nach ventral zwei Fleischbündelchen, die ich leider abgeschnitten vorfand, wie dies bei Präpariersaalbeobachtungen leicht vorkommt, die aber vermutlich mit zwei feinen höher oben auf dem Fettpolster lagernden sehnigen Fäserchen zusammengehangen haben werden, und endlich

[1] Vgl. Bluntschli. Beiträge zur Kenntnis der Variation beim Menschen I u. II. Morphol. Jahrb. Bd. XL. S. 204 ff.

ein breiterer, am meisten ventral gelegener Zug, welcher in ein deutlich begrenztes Sehnenband sich fortsetzt, das ventralwärts umbiegend über die zweite Rippe läuft, dann sich über die erste Rippe brückenartig frei vorschiebt und in die Fascia coraco-clavicularis und zur Clavicula ausstrahlt. Ihm gesellen sich einzelne Sehnenzüge von der zweiten Rippe und dem ersten Intercostalraum bei. Die Beziehung des Hautmuskelrestes dieser Beobachtung zur tiefsten Pectoralislage ist evident, sehr eigenartig und zunächst kaum er-

Fig. 8.



Pars thoracalis lateralis des Hautrumpfmuskels in Zusammenhang mit der Fascia coraco-clavicularis bei einem 40jährigen Italiener (08/111).

klärlich ist die weit medialwärts verlagerte Sehnenanheftung an der Fascia coraco-clavicularis. Die Erklärung, warum diese Faserzüge über den Processus coracoides, die eigentliche, primär-medialste Insertion der tiefen Muskellage hinaus verschoben sind, kann nicht gegeben werden. Vielleicht wirft dies aber, wenn einmal speziellere Untersuchungen sich in dieser Richtung bewegen, ein Licht auf die Genese jenes so rätselhaften Gebildes, welches in der Coraco-clavicularfascie vorliegt und in irgend einer Weise mit der Differenzierung der Pectoralisgruppe etwas zu tun haben muß.

Am Ende dieser Darlegungen sei es gestattet, bezüglich der Hauptfrage, der Beteiligung des Latissimus dorsi an Achselbogenbildungen beim Menschen, ein kurzes Fazit zu ziehen. Es ergab sich die Tatsache, daß, ganz im Sinne von Ruges Anschauungen, keinerlei irgendwie eindeutige Beobachtungen bestehen, welche auf eine primitive, innige Verbindung zwischen der Pectoralis- und der Latissimusgruppe hindeuten. Vielmehr gelingt es durch Serienbeobachtungen zu zeigen, daß die Ausdehnung vorderer Latissimusfasern in der Richtung gegen die Pectoralisinsertionen nur dann zustande kommt, wenn eine der Hautmuskulatur entstammende Brücke zur Verfügung steht. Der sehnige Langersche Achselbogen ist meinen Beobachtungen nach immer »der zur Sehnenhaut rückgebildete Hautmuskel-Achselbogen«. Die Möglichkeiten, daß er aus dem stark entfalteten axillaren Abschnitt der Oberarmfascie, oder aus dem Latissimusabschnitt des zusammengesetzten Achselbogens hervorgeht — auf welche Ruge 1905, S. 498 hinwies —, spielen vielleicht auch eine — sicher aber eine untergeordnete — Rolle.

Alle hier besprochenen Beobachtungen entstammen männlichen Leichen. Ebenso verhält es sich mit fast allen Angaben der Literatur. Daraus dürfte zu entnehmen sein, daß, wie dies Tobler zuerst andeutete, in der Tat die funktionelle Inanspruchnahme bei der Ausbildung der Achselbogenbildungen eine wichtige Rolle spielt. Die Anlage als solche wird gewiß auch bei weiblichen Individuen aufzufinden sein, aber die eigentliche, häufig stärkere Ausbildung, die gerade bei jenen männlichen Individuen nicht selten ist, die ihre Arme im Leben zu größeren Kraftleistungen benutzten (Erdarbeiter), hängt von dem züchtenden und deshalb erhaltenden und ausbauenden Reiz des Gebrauches ab. Auch für die Beteiligung des Latissimus dorsi an diesen Bildungen spielt derselbe Faktor als ursächliches Moment mit.

Études sur les variétés de la colonne vertébrale.

Par

G. P. Frets.

Avec 4 Figures dans le texte et Planche X et XI.

I. Observations nouvelles sur les Monotrèmes.

En 1908 j'ai publié une étude sur 13 squelettes de l'Echidné épineux (hystrix). Maintenant je peux ajouter à cette collection encore 12 pièces. Je réunis ces 12 squelettes aux 13 de 1908 et aux 4, dont j'ai étudié le plexus lombosacrale (Morphol. Jahrb. 1909, p. 43) dans la liste suivante[1]:

Squelette d'Innsbruck (inst. d'anat.), Ex. III: des 17 côtes, six s'attachent au sternum; les extrémités sternales des 7es sont endommagées; celles des 6es sont larges et ossifiées. Des trois vertèbres lombaires la première et la troisième ont des processus latéraux. La 7e vertèbre cervicale a des trous transversaux.

Deux squelettes de Zürich (inst. zool.), Ex. XI et V: le vieux squelette a 4 vertèbres sacrales; les proc. mammillares des trois premières sont en connexion avec l'ilium. Tous les 4 processus spinosi sont libres. Six côtes sternales. Des 3 vertèbres lombaires les deux premières ont de petits processus latéraux. Six côtes du squelette neuf sont attachées au sternum; la 7e vertèbre cervicale a des trous transversaux. La 1ère et la 2e vertèbre lombaire ont des proc. latéraux.

Des 7 squelettes de Paris le suivant est à remarquer: l'Ex. II (A 3318, galerie) est l'Echidné de la N^{lle} Guinée, il a été décrit par P. Gervais (1877—78) comme *Proechidna bruynii*. Il est intéressant de remarquer que Gervais (p. 50) nomme comme un des caractères de cette espèce, qu'il a dix-sept côtes, tandis que l'Echidné

[1] La plupart de ces squelettes sont des Echidnés épineux (aculeata s. typica; 1909, p. 62, Note 2 : le nom spécifique de quelques-uns n'était pas indiqué; il est donc possible, qu'il y ait parmi eux des Echidnés setosa.

Paris, 1879 N. 126	1—7 *Cv* 7.*Cv*— —	8—22 (15) *D* 5 *c. st.*	23—25 (3) *L*	26—28 (3) *S*	29—(31+*x*) *Cd* 1.*Cd*—
- 1903 N. 540	1—7 *Cv* 7.*Cv*—	8—22 (15) *D* 5 à 6 *c. st.*	23—25 (3) *L*	26—28 (3) *S*	29—42 (13) *Cd* 1.*Cd*—
- A 3317	1—7 *Cv*	8—22 (15) *D* 6 *c. st.*	23—25 (3) *L*	26—29 (4) *S*	30—41 (12) *Cd*
- 1903 N. 536	1—7 *Cv*	8—22 (15) *D* 6 *c. st.*	23—25 (3) *L*	26—29 (4) *S* S_1—	30—41 *Cd*
N. 111, 1908 p. 624[1]	1—7 *Cv* 7.*Cv*—	8—22 (15) *D* 5 *c. st.*	23—26 (4) *L* 4.*L*+++	27—29 (3) *S*	30—(37+*x*) *Cd*
Ex. 3, 1909 p. 55[2]	1—7 *Cv*	8—22 (15) *D*	23—26 (4) *L* 4.*L*+++	27—29 (3) *S*	30—41 (12) *Cd*
Paris, 1893 N. 342	1—7 *Cv*	8—22 (15) *D*	23 *DL* 24—26 (3) *L* 3.*L*+++	27—29 (3) *S*	30—41 (12) *Cd* 1.*Cd*—
N. 106, 1908, p. 622	1—7 *Cv* 7.*Cv*—	8—22 (15) *D*	23 *DL* 24—26 (3) *L* 3.*L*++	27—29 (3) *S*	30—42 (13) *Cd*
N. 118 Q, 1908 p. 621	1—7 *Cv* 7.*Cv* -	8—23 (16) *D* 5 *c. st.*; 16.*D*+++	24—26 (3) *L* 3.*L*++	27—29 (3) *S*	30—(38+*x*) *Cd*
N. 114, 1908 p. 620	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 16.*D*++	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—42 (13) *Cd* 1.*Cd*—
Zool. Inst. Heidelberg 1908, p. 620	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—(40+*x*) *Cd*
Würzburg, 1909 p. 62	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—41 (12) *Cd*
München, 1909 p. 62	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—(40+*x*) *Cd*
Paris, 1893 N. 341	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—(37+*x*) *Cd* 1.*Cd*—
N. 115 Q, 1908 p. 619	1—7 *Cv* 7.*Cv*—	8—23 (16) *D* 6 *c. st.*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30—41 (12) *Cd* 1.*Cd*—
Ex. 4, 1909 p. 57	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 16.*D*++	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30 *Scd* 31—42 (12) *Cd*
N. 114 Q, 1908 p. 618	1—7 *Cv* 7.*Cv*—	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30 *Scd* 31—(38+*x*) *Cd*
Mont. skel. Heid. 1908 p. 617	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—26 (3) *L*	27—29 (3) *S*	30 *Scd* 31—(39+*x*) *Cd*
Zürich, squel. vieux	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 6 *c. st.*	24—26 (3) *L*	27—30 (4) *S*	31—(41+?) *Cd*
N. 107, 1908 p. 615	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 6 *c. st.*	24—26 (3) *L* 27 *LS*	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd* 1.*Cd*—
N. 117 Q, 1908 p. 614	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 6 *c. st.*	24—26 (3) *L* 27 *LS*	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd* 1.*Cd*—
N. 108, 1908 p. 613	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—27 (4) *L* 4.*L*++	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd* 1.*Cd*—
Ex. 5, 1909 p. 59	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—27 (4) *L* 4.*L*+	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd*
N. 103, 1908 p. 613	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—27 (4) *L* 4.*L*+	28—30 (3) *S*	31—42 (12) *Cd* 1.*Cd*—
Zürich, neu. Skelet	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D* 6 *c. st.*	24—27 (4) *L*	28—30 (3) *S*	31—(40+*x*) *Cd* 1.*Cd*—
N. 109, 1908 p. 609[1]	1—7 *Cv*	8—23 (16) *D*	24—27 (4) *L*	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd* 1.*Cd*—
Innsbruck	1—7 *Cv*	8—24 (17) *D* 6 *c. st.*	25—27 (3) *L* 3.*L*+	28—30 (3) *S*	31—43 (13) *Cd* 1.*Cd*—
Procchidna bruynii Paris A 3318	1—7 *Cv*	8—24 (17) *D* 6 *c. st.*	25—27 (3) *L*	28—31 (4) *S* 1.*S*—	32—43 (12) *Cd* 1.*Cd*—
Ex. 2, 1909 p. 51[2] —	1—7 *Cv*	8—24 (17) *D* 7 *c. st.*[3]	25—27 (3) *L*	28—31 (4) *S* 1.*S*—	32—43 (12) *Cd* 1.*Cd*—

faut observer que les squelettes XXVI et XXVIII étaient partagés en 4 pièces; ces pièces lées si regulièrement, qu'il est bien invraisemblable qu'une vertèbre soit perdue.
s exemplaires XV—XIX sont d'un développement presqu'identique.
t. = côtes qui s'attachent au sternum.
yez mon article dans le Morph. Jahrb., Bd. 40, p. 43—66.
yez mon article dans le Morph. Jahrb., Bd. 38, p. 608—653.

épineux n'en a que seize. Maintenant qu'il est démontré, que le rachis de l'Echidné épineux a une variabilité considérable et que Flower (1835, p. 89) indique pour l'*Echidna bruynii* 16 côtes, il est évident qu'une différence du nombre des côtes ne peut plus être acceptée comme caractère pour séparer les deux Echidnés. Il reste à étudier si l'Echidné bruynii a une variabilité aussi grande que l'Echidné epineux et quelle formule de la colonne vertébrale se trouve le plus souvent.

Les vertèbres cervicales de ce squelette plus robuste et plus grand qu'un des squelettes de l'Echidné épineux, que j'ai vus, ont tous des trous transversaux. Six côtes sternales; les parties cartilagineuses des 7es manquent; deux côtes sont en connexion avec le manubrium. La 17e côte est bien developpée; elle s'articule avec la 23e et la 24e vertèbre.

Les processus mammillares de S_2 et de S_3 sont ossifiés avec les os iliaques; les processus spinosi des trois dernières vertèbres sacrales forment une crête osseuse. La 1ère haemapophyse, très petite encore, se trouve à la 3e vert. caudale.

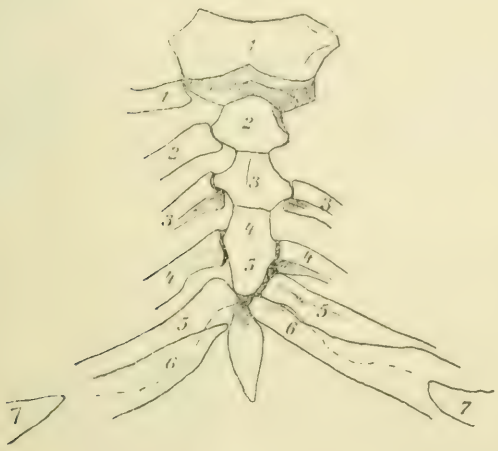
Ex. XVI (Echidné, s. renseig.), Paris 1893, N. 341 (coll. du labor.; rentré de la galerie, IV 31:) Cv_7 a des trous transv.; 6 côtes sternales. L_1 a des proc. lat. Les proc. mam. de S_1 et de S_2 sont en connexion avec les os iliaques. 1ère Haem. à la 5e *Cd.* Exempl. jeune.

Ex. XXIII (Echidné, s. renseig.), Paris 1893, N. 342 (coll. du labor.; rentré de la galerie, IV 32) Cv_7 a des trous transv. La dernière côte, la 15e, est bien developpée. La 23e vertèbre est une vertèbre dorso-lombaire; à droite il se trouve une petite pièce d'os, assise sur le processus transv., à gauche elle manque, mais elle sera perdue. La 1ère vert. lomb. a de petits proc. lat.; la 3e en a de grands qui sont unis par des ligaments aux os iliaques; les proc. mamill. sont libres. De la 1ère vert. caudale les proc. latéraux ont une direction craniale et s'attachent aux proc. lat. de la dernière sacrale: Cd^{-}. Ainsi dans cet exemplaire 5 vertèbres ont des caractères de vertèbres sacrales. Tous les proc. spinosi sont libres. 1ère Haemapophyse à la 4e vert. caudale. Le sternum manque.

Ex. XXVI (Echidné, s. renseig.), Paris 1903, N. 536 (coll. du lab.: ancien fond) jeune, mal conservé. Toutes les vert. cerv. ont des trous transv. La 1ère vert. lomb. a des proc. lat., la 2e ne les a pas, la 3e en a de petits. Les proc. mam. des trois premières vertèbres sacrales sont en connexion avec les os iliaques. 1ère Haemapophyse (rud.) à la 4e vert. caud.

Ex. XXVII, Paris A. 3317 (galerie; IV 29; *Echidna* épineux de Tasmanie); adulte. 6 côtes sternales. 15e côte bien développée. L_1 a de grands proc. latéraux. Les processus mammillaires de S_1, S_2 et S_3 sont en connexion avec les os iliaques; tous les processus spinosi sont libres. 1ère Haemapophyse à la 3e vert. caudale.

Fig. 1.



Echidné. Ex. XXVIII. 3/1 × 2/3.

Exempl. XXVIII (Echidné, s. renseig.), Paris 1903, N. 540 (coll. du labor.; ancien fond); adulte. La 7e vertèbre cervicale n'a pas de trous transversaux; à gauche on en trouve encore le rudiment, pas encore de trous intravertébraux. La dernière, la 15e côte est petite. Des 3 vertèbres lumbales, la première a des proc. latéraux, la deuxième ne les a pas et la troisième en a de très petits. A droite se trouvent cinq, à gauche six côtes sternales (Fig. 1). Les processus épineux des deux premières vertèbres sacrales sont ossifiés, les processus mammillares de ces vertèbres sont en connexion avec les os iliaques. La 1ère haemapophyse se trouve à la 4e vertèbre caudale.

Ex. XXIX (Echidné, env. de Sydney), Paris 1879 N. 126 (coll. du labor.) jeune.

$1-7\,Cv$ $8-22(15)\,D$ $23-25(3)\,L$ $26-28(3)\,S$ $29-(31+x)\,Cd.$
$7.Cv-$ $1.Cd-$

Cet exemplaire est plus progressif qu'un des cas déjà décrits, plus progressif aussi que le cas de Rosenberg (1883, p. 502), où la 29e vertèbre était la dernière sacrale.

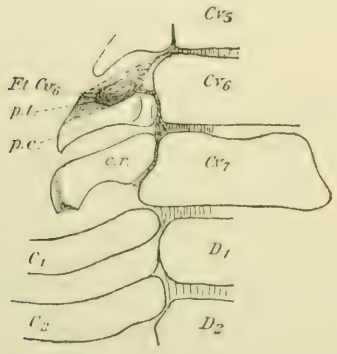
Cinq côtes s'attachent au sternum; les extrémités sternales des 5e côtes sont élargies, les sixièmes côtes finissent à une assez grande distance du sternum. A gauche la 7e vertèbre cervicale a un foramen intravert. très rudimentaire (1908, p. 624, Fig. 14). La 1e vertèbre lombaire a de grands processus latéraux, surtout à gauche; la

deuxième ne les a pas, la troisième a un petit proc. lateralis à gauche, un rudiment à droite. Les processus mammillares des deux premières vertèbres sacrales sont en connexion avec les os iliaques.

La 7e vertèbre cervicale n'a pas de trous transversaux. (1908, p. 633.) Cette vertèbre montre encore quelques caractères par lesquels elle ressemble au type dorsal des vertèbres.

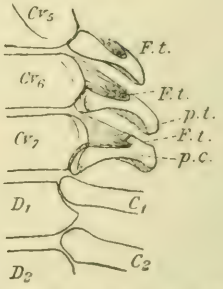
Chez les jeunes Echidnés la branche ventrale du foramen transversarium se montre très nettement comme côte rudimentaire (Flower 1888, p. 25, Fig. 5); seulement, ces côtes rudimentaires sont attachées à la partie caudale du coté latéral des corps de ces vertèbres.

Fig. 2.



Echidné. Ex. XXIX. 3/1 × 2/3. *C.r.* = côte rudimentaire de la 7e *C.v.*; sa connexion craniale avec le corps vertébral; *p.c.* = proc. costarius; *p.t.* = pr. transv.; *f.t.* = for. transv. de la 6e *C.v.*

Fig. 3.



Echidné. Ex. XVI. 3/1 × 2/3.

Dans l'objet XXIX ceci est le cas des six premières vertèbres cervicales; pourtant la côte rudimentaire de la septième vertèbre se trouve à la partie craniale tout comme chez les côtes, (qui d'ailleurs s'articulent avec la vertèbre précédente (Fig. 2).

La côte rudimentaire de la 6e et celle de la 7e vertèbre cervicale se trouvent ainsi fort rapprochées l'une de l'autre. Des autres cas de Paris, l'ex. XXVIII, montre évidemment les mêmes rapports, les autres exemplaires ont le proc. costarius de la 7e cervicale attaché à la partie caudale du bord latéral du corps vertébral (Fig. 3); dans ces cas le 7e proc. cost. et la première côte se sont très rapprochés[1].

[1] Dans le squelette d'un *Myrmecophaga jubata* (cat. B. VI, 263, voy. p. 13 de cet article les rudiments costaux de la 7e vertèbre cervicale sont attachés à l'extrémité craniale du corps vertébral.

Cette côte rudimentaire de la 7e vertèbre cervicale est attachée au corps vertébral par un disque cartilagineux; pourtant la jonction avec l'arc neural, qui se fait aussi dans les autres jeunes cas par un disque cartilagineux a lieu dans l'ex. XXIX par une articulation.

Aussi la côte rudimentaire de la 7e vert. cervicale est très mobile. Le processus costarius est attaché à l'arc neural par un ligament. Il est douteux que cette articulation eût encore existé pendant la vie adulte; la connexion cartilagineuse avec le corps vertébral se fût ossifiée.

Qu'une 7e vertèbre cervicale se rapproche autant du type dorsal c'est ce que je n'avais pas encore vu. Elle se trouve dans le cas le plus progressif que j'ai étudié; d'accord avec les explications que j'ai données ailleurs (1908, p. 646), je considère cet ex. XXIX comme un cas progressif, chez lequel en conséquence de la transformation de la partie caudale du thorax (15 côtes au lieu de 16 ou 17) s'est developpé une côte cervicale, très rudimentaire il est vrai.

Chez les exemplaires jeunes de Paris, les sutures sont très distinctes encore. Ainsi on voit dans le cas 26, entre le corps et l'arc neural de la 1ere vert. lombaire, la suture qui sépare le proc. lateralis gauche en deux moitiés égales; d'ordinaire cette suture est ventrale de ce processus.

Des deux squelettes d'Ornithorhynque que j'ai étudiés encore, celui de Zürich (inst. zool. V. S. 1890) a 7 vertèbres cervicales, 17 dorsales, deux lombaires (la seconde n'a pas de proc. latéraux), deux sacrales et $17 + x$ caudales (les proc. lat. de la 1ère caudale sont en connexion avec ceux de la dernière sacrale).

Le squelette de Paris (galerie A 3319), jeune, a 7 vert. cervicales, la 7e a des trous transv., et 17 vertèbres dorsales (la 17e côte est petite). 6 côtes sternales. Une vertèbre lombaire. La 26e vertèbre est une vert. lombosacrale: à droite le petit processus lateralis est en connexion ligamenteuse avec l'ilium, à gauche ce processus est attaché lui-même à cet os. Le proc. mammillaris de S_1 est uni avec l'ilium, les proc. mammill. de la vertèbre lombosacrale sont en connexion avec cet os par des ligaments. Deux vertèbres sacrales (S_2-); $17 + x\ Cd$ ($1.Cd-$); 1 Haem. à la 3e vert. caud. Cet exemplaire d'Ornithorhynque est donc plus progressif qu'un des douze cas que j'ai étudiés (1909, p. 42).

Ces observations nouvelles confirment les résultats des recherches que j'ai déjà publiées: la variabilité considérable de l'Echidné et

très limitée de l'Ornithorhynque. Il reste à remarquer que les 6 squelettes de l'Echidné de Paris ne se trouvent pas placés au hasard dans la liste (p. 2) mais qu'ils forment un groupe d'exemplaires progressifs. Il est bien possible que ce soit un hasard, mais d'accord avec mes recherches sur l'hérédité des variétés de la colonne vertébrale (Verh. anat. Ges. 1909, p. 115) je ne veux pas exclure la possibilité d'une action de l'hérédité sur ce groupement. Les exemplaires de ma première liste appartiennent presque tous à la collection Semon et ont été recueillis dans un territoire assez étroit[1].

II. Des variétés de la colonne vertébrale d'Edentés fossiles.

Pour compléter mes recherches sur les variétés de la colonne vertébrale (1908, 1909) j'ai encore voulu étudier les fossiles.

Quoiqu'on puisse s'attendre à ce qu'il y ait aussi des variétés parmi les vertébrés fossiles j'ai voulu les rechercher, parce qu'en effet l'importance théorique des variétés rend désirable la réunion de »materials for the study of variation« (Bateson).

Le nombre de fossiles accessibles étant peu élevé, on est très limité dans le choix du groupe à étudier. Pour les Monotrèmes (*Echidna*) p. e. il n'existe que quelques os des membres (Owen, 1883; Krefft, 1868).

Stromer von Reichenhall a décrit quelques variations vertébrales des Carnivores fossiles (1902, p. 267; voyez aussi p. 248, 262, 272).

J'ai choisi pour ma recherche les Edentés. Les formes récentes de ces animaux ont été étudiées plusieurs fois, par Pouchet (1874), Welcker (1881), Rosenberg (1896). J'aurais préféré étudier des groupes de la période tertiaire ou mésozoique, — les Edentés examinés sont des formes de la période quaternaire[2] —, mais le matériel d'observation me manquait.

Megatherium Americanum (s. Cuvieri).

Des descriptions de *Megatherium* de Cuvier (1836, Vol. 8, p. 345, Atl. II, p. 217, ex. de Madrid), de Pander et D'Alton (1821, ex. de

[1] R. Semon. Dans Semons Zoologische Forschungsreisen 1894, Bd. I.

[2] Gervais (1871/73, p. 21: Il a existé dans l'Amérique à une époque peu reculée et certainement postérieure à la fin des temps géologiques compris sous la dénomination commune de période tertiaire, un certain nombre d'espèces gigantesques appartenant à l'ordre des Edentés. (Voy. aussi Gervais 1867/69, p. 144.)

Madrid), d'Owen (1855, ex. de Londres), de Burmeister (1864, ex. de Buenos-Aires) et d'autres, il résulte avec une certitude plus ou moins grande [1] que la formule de la colonne vertébrale était chez ces exemplaires: 7 *Cr*, 16 *D*, 3 *L*, 5 *S* et 18 *Cd*.

De la description de Cuvier je citerai »Le sacrum n'est composé que de cinq vertèbres soudées ensemble, et dont les apophyses épineuses elles-mêmes se soudent en une crête dentelée; ce qui joint à leur élévation ... etc. ... (voyez aussi pl. 217, Fig. 1, 14; les figures de Pander et D'Alton).

La description claire et détaillée donnée par Owen rend possible la comparaison en plusieurs points importants du squelette de Londres [2] à celui de Paris.

Owen dit au sujet de la 7e vertèbre cervicale p. 375: »The diapophyses (= proc. transv.) are strong and terminate in rough truncate ends«. Elles n'ont pas, comme l'ont les proc. transversi des autres vertèbres cervicales un trou pour l'artère vertébrale (pl. XX, fig. 6).

Neuf ou dix côtes sont attachées au sternum (p. 372, p. 373).

Les trois dernières côtes montrent des caractères de réduction progressive (p. 373); la 16e côte est très petite (Pl. 17) et ne s'articule avec la vertèbre que par la racine de l'arc neural (p. 378 et pl. 26, fig. 5).

Les articulations accessoires des vertèbres lombaires (p. 374) semblables à celles qu'on trouve chez les *Myrmecophaga* (p. 370) [3], sont déjà formées entre les 15e et 16e vertèbres dorsales (p. 372 pl. 19; fig. 4 et 5, pl. 26, fig. 5).

Le sacrum »includes five vertebrae, which are not only anchylosed to each other, but to both the iliac and ischial bones. The centrum of S_1 presents a flattened surface for that of the last lumbar vertebra«. Quatre trous sacraux postérieurs.

»The neural arch of the 1st sacral vertebra is separated from that of the second by a narrow transversely elongated elliptical vacuity.« »The back and under part of the diapophysis of both the fourth and fifth vertebrae are coalesced with the ischium.« »The

---

[1] Quand les auteurs ont fait des remarques sur l'origine des squelettes, on les trouve dans le texte.

[2] Le squelette de Londres est une combinaison de deux envois (voyez 1855, p. 367 et 1887, Part. V, p. 86).

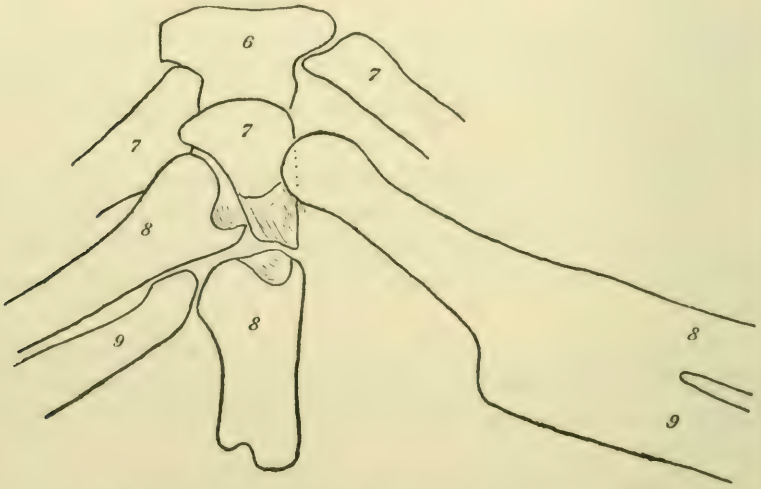
[3] »Les processus exogènes des vertèbres« ont été décrits par Owen dans le 1er article sur le *Megatherium* (1851).

neural arch of the 5th sacral developes a pair of posterior zygapophyses.« (p. 378, 379, pl. 17, 22 et 23).

Burmeister (1864–69)[1] donne une description détaillée et des figures du sternum, dont il avait à sa disposition un exemplaire parfait en état, et encore deux autres. Cette description n'est pas très importante pour nous; beaucoup d'attention à de petites différences du deuxième sternèbre, l'auteur accorde. Il dit expressément, remarquons-le, que le sternum est composé de 7 pièces et il croit que la description d'Owen est inexacte (p. 153).

Ameghino (1889, p. 667) écrit sur le sternum du *Megatherium*: »El esternon se compone de 8 piezas ó esternebras distintas, y no

Fig. 4.



Megatherium Cuvieri, Paris. Partie caudale du sternum.

de 7 como algunos afirman, á los que se unen directamente 8 o 9 pares de costillas.«

Le musée de Paris dans lequel j'ai fait ma recherche possède un squelette et un bassin de *Megatherium*.

Megatherium Cuvieri Desmarest. Monté par Sénéchal; les pièces ont été trouvées par Séguin. Le bassin manquait: il a été refait d'après le modèle du sujet, qui est à Londres. (Cat. d'anat. comp. 2me Coll. Séguin, 1871, 383)[2].

[1] P. 152: la cadera no se ha conservado completa; tenemos dos bastante rotas en el Museo, la una recojida por mí en la barranca del Rio Salado, la otra regalada por el Sr. D. J. M. Cantilo.

[2] Gervais 1880, p. 137: »Le sujet que possède le Muséum de Paris, restauré

La septième vertèbre cervicale n'a pas les trous transversaux.

Le sternum est composé du manubrium et de 7 sternèbres. A gauche huit côtes sont en connexion avec le sternum, à droite il y en a neuf. Les extrémités sternales de la 8e et la 9e côte droites diffèrent de celles à gauche (Fig. 1).

Quand nous comparons le sternum étudié par Burmeister, celui décrit par Owen et celui du musée de Paris, nous voyons que neuf (ou dix), huit ou sept côtes peuvent être trouvées en connexion avec le sternum, un fait dont l'analogue déjà a été observé chez les Echidnés (1909a p. 105).

Le squelette de Paris a 16 côtes; les dernières côtes sont très longues — dans les squelettes de Londres (Pl. 17) et de Madrid (Cuvier, Pl. 217) elles sont courtes. Ces côtes s'articulent encore, dans l'exemplaire de Paris, avec la vertèbre précédente et à gauche se trouve le tuberculum costae, qui manque dans l'exemplaire de Londres (p. 372).

La première vertèbre lombaire — comme le bassin — est un moulage[1]; trois vertèbres lombaires suivent cette première vertèbre lombaire. Il me semble que la deuxième vertèbre lombaire n'est pas la deuxième mais la première lombaire. La rangée des processus spinosi est interrompue par celui de la première lombaire; quand on l'éloigne par la pensée, le processus spinosus de la 2e lombaire — qui devient alors la 1ère — se range parfaitement à la suite de celui de la 16e dorsale.

Il me semble donc qu'il faudrait éloigner la première vertèbre lombaire — moulage d'une vertèbre lombaire de Londres —; trois vertèbres lombaires, resteraient alors, nombre qu'on trouve aussi dans les autres squelettes du *Megatherium*.

Sur le corps vertébral, près de l'arc neural, se trouve à gauche — à droite cette partie de la vertèbre est restaurée une surface articulaire peu profonde

sous la direction du Prof. P. Gervais, a été trouvé par F. Séguin sur les bords du Rio Cascarema dans la province de Santa fé.«

[1] Il est indiqué sur l'étiquette que le bassin manquait dans le squelette. Je ne peux trouver l'indication que la première vertèbre lombaire, qui est certainement un moulage, ait été intercalée n'appartient pas au squelette. (voy. p. e. H. Gervais 1880, p. 137).

Après avoir communiqué des moulages de quelques vertèbres caudales de *Megatherium* reçus de Londres, Laurillard écrit Cuvier, 1836, T. 8, p. 359): »Il y a encore une vertèbre lombaire qui n'offre point les caractères de celles des vrais fourmiliers et des tatous, c'est à dire l'apophyse articulaire à double facette et la longue saillie qui surmonte cette apophyse dans ces derniers.« (Sur l'apophyse articulaire à double facette, voy. Owen p. 374.

P. Merlieux 1865: »Vers 1834, le Muséum de Paris reçut en don, du collège des chirurgiens, une collection de modèles en plâtre d'un assez grand nombre de pièces d'un squelette de *Megatherium*, dont les débris avaient été trouvés dans le lit du Salado par M. Woodbine Parish.«

Voyez aussi Owen 1841 p. 84.

à l'endroit, où se trouve chez les vertèbres lombaires la surface articulaire pour le processus transversus de la vertèbre précédente. (Owen pl. 26. fig. 5. Plus en arrière il se trouve encore une surface d'apparence articulaire. Il serait alors possible d'attribuer cette dernière surface à l'articulation avec le proc. transversus et de comprendre la première surface comme surface articulaire d'une dernière côte; cependant, comme la surface articulaire de la dernière côte est dessinée par Owen dans une direction plus caudale sur l'arc neural — un endroit où aucune côte n'est attachée à sa vertèbre dans notre squelette — il me semble qu'il n'est pas possible, de définir le type de cette vertèbre avec une certitude suffisante et je la décrits simplement comme la 24e vertèbre ou la première vertèbre lombaire.

Comme il a été déjà indiqué pour l'exemplaire de Londres par Owen (p. 374 et 381) les vertèbres lombaires du squelette de Paris possèdent aussi des processus articulares à doubles facettes. La zygapophyse supérieure de la 1e vertèbre lombaire est embrassée par la zygapophyse inférieure et par la surface médiale du processus transversus de la 16e dorsale. Le processus lateralis de la 25e et de la 26e vertèbre a d'ailleurs une surface articulaire. La zygapophyse supérieure de la 1re vert. sacrale enfin est embrassée par le proc. art. inf. et le proc. lat. de la dernière vertèbre lombaire.

»Le bassin manquait: il a été refait d'après le modèle du sujet qui est à Londres« lit-on sur l'étiquette du squelette. Le bassin de Londres est décrit et figuré par Owen; celui de Paris est d'accord avec cette description sauf sur un point. Dans le modèle de Paris la 1e vertèbre sacrale se trouve unie par son bord cranial à une vertèbre, dans le modèle de Londres ce bord cranial est libre (Owen, pl. 22—23). Ce n'est pas une vertèbre complète qui est unie à la 1e sacrale, car on ne trouve pas un processus spinosus correspondant; c'est donc une faute dans la construction du moulage à laquelle on a à faire.

Bassin. *Megatherium Cuvieri* Desm. Pampéen de la Plata (rép. argentine). M. Bonnement, 1881—35. Pl. X, Fig. 1 et Pl. XI, Fig. 2.

Les zygapophyses supérieures de la première vertèbre sacrale sont bien developpées; on trouve les deux surfaces articulaires comme à la dernière vertèbre lombaire. Le processus spinosus est bien distinct et indépendant. L'arc neural est ossifié avec l'arc neural de la 2e sacrale.

Le corps seul de la dernière, i. e. la 5e vertèbre sacrale (Fig. 1 et 2) est ossifié avec la vertèbre précédente; il y a des articulations avec la 4e vertèbre sacrale et pour la 1re vertèbre caudale (qui manque); le processus spinosus est indépendant et les processus latéraux ne s'attachent que par une petite surface aux ischions. De la 4e vertèbre sacrale quoique le processus lateralis se trouve en face de l'ischion, il ne lui est non plus sondé que par une petite partie. Ces conditions sont semblables sur les deux côtés.

Les 2e, 3e et 4e vertèbres sacrales sont tout à fait ossifiées entre elles et avec les os iliaques. Les processus spinosi forment une crête osseuse peu élevée. Ainsi le sacrum montre trois foramina sacralia et on pourrait nommer la 5e vertèbre sacrale, vertèbre sacro-caudale. Il faut mentionner que la première vertèbre sacrale se trouve en connexion avec les bords proximaux des os iliaques; il n'y a donc pas d'indication que la dernière vertèbre lombaire se soit rapprochée de la forme sacrale.

Quand on compare le sacrum de Londres (Owen, Pl. 23) à celui qui est décrit ici, il est evident que ce sacrum de Paris est une variation. Dans le bassin de Londres S_4 et S_5 sont tout à fait ossifiées. Les premières zygapophyses se trouvent à la partie caudale de S_5; au contraire l'arc neural de S_1 n'est pas encore ossifié avec celui de S_2 (p. 378) comme c'est le cas dans notre exemplaire[1].

Le bassin de Paris a beaucoup de ressemblance avec l'ex. 4 des bassins de *Myrmecophaga jubata*, publié par Pouchet (1874, fig. 4).

Il parait donc que la colonne vertébrale du *Megatherium* a montré une variabilité assez considérable, comme on l'observe chez les Edentés récents, *Myrmecophaga jubata*, Rosenberg (1895), Pouchet (1874). *Bradypus* et *Choloepus* (Welcker, 1882) aussi[2].

J'ajoute une liste des formules de la colonne vertébrale des Edentés qui se trouvent dans les collections du laboratoire et du musée d'anatomie comparée de Paris:

---

[1] Il est bien à espérer, qu'on aura un jour des descriptions complètes du matériel du musée de Buenos-Aires. Burmeister 1876, II, p. 207 mentionne p. e. trois bassins de *Megatherium*.

[2] La colonne vertébrale de *Megatherium* ressemble à celle des Myrmecophagidae, voire *Myrmecophaga jubata le tamanoir*). Le mode de connexion du sacrum avec les ischions du *Megatherium* diffère avec celui du *Myrm. tamandua Tamandua*, *M. tetradactylus*) — les processus laterales des vertèbres qui s'attachent aux ischions se répandent au dehors de cette connexion encore — et avec celui du *Myrmecophaga didactylus* (fourmilier à deux doigts, *Myrm. cyclo-turus*, *Cyeloturus didactylus*) — dans lequel les ischions ne sont pas attachés aux sacrum.

Parce que la connexion ischio-sacrale de la variété diffère de celle du *Megatherium Cuvieri* (comparez Owen, Pl. XXIII et Pl. X Fig. 1), il est possible, que le bassin décrit est une variété d'une autre espèce de *Megatherium*.

Myrmecophaga didactylus (s. *Cycloturus*)	1882, 515[1]		$(x+3)$ *D*	2 *L* L_2++	3 *S*	$(2+y)$ *Cd* Cd_1+	
-	1883—1872 jeune			2 *L* L_1 asymm.	4 *S*	$(6+y)$ *Cd*	
- ex. très jeune	1883—1882	$(x+1)$ *Cv* 7 *Cv* for. tr. manque	15 *D* 7 *c. st.*	2 *L*	$(4+?)$ *S*		
-	1883—1879		15 *D* 8 *c. st.*	*L*	*L S* 4 *S*	$(17+y)$ *Cd*	
Myrmecophaga tamandua (s. *tetradactylus*	1889—1886	1 — 7 *Cv* 8 — 24	17) *D*	25 *DL*	$(26+x)$ *L*	*S* manque	$(y+27+z)$ *Cd*
-	1883—1887			2 *L*	5 *S*	1 *Cd*	
-	1903, 465				5 *S*		
-	1883—1885	$(x+5)$ *Cv*	17 *D* 10 *c. st.*	2 *L*	*S* manque	$35+y$ *Cd*	
-	Bassin	5 *S*					
-	(galerie, Squelette Lesson)	7 *Cv* 7 *Cv* for. transv.	17 *D* 10 *c. st.*	3 *L*	6 *S*		
Myrmecophaga jubata (s. *le tamanoir*)	1883, 545 (décrit par Pouchet, squelette de M. Leprieur) *L* — 5 *S* — *Cd*						
-	B. VI, 263[2] très jeune galérie	(1 — 7) *Cv* 7. *Cv* for. tr. manque Bassin	(8 — 22) 15 *D* 8 *c. st.*	23 *DL*	24 *L*	(25 — 30) 6 *S* 1 *HA* : S_6	(31 — 69) 39 *Cd*

[1] Le numéro du catalogue.

[2] Cat. B. IV, 263 jeune, indiqué comme pangolin, c'est une erreur; voyez p. 569 de cet article.

Choloepus didactylus (*Paresseux*, UNAU)	1876 N. 723 adolescent	1 — 7 *Cv* 7 *Cv* for. tr. manque	8 — 32 (25) *D*	33 — 35 (3) *L*	36 — 43 (8) *S*	44 — 48 (5 ou 6) *Cd*
	1879 N. 70 adulte		Bassin 8 *S*			
Bradypus tridactylus (*Paresseux*, AÏ)	1900, 383		$x + 3$ *L*	6 (4 + 1 + 1) *S*		1 *Cd* —
-	A. 12414, 188 J 1869		$x + 14$ *D*	4 *L*	6 *S*	$4 + x$ *Cd*
				L_1 asymm.		1 *Cd* —
-	VI, 487 Bassin			6 *S*	10 *Cd*	29 — 35 (7) *S*
-	1903, 486 très jeune	1 — 8 *Cr* 9 *D Cr*		10 — 24 (15) *D*	25 — 28 (4) *L*	36 — 44 (9) *Cd*
		côtes rudiment. libres encore				*S*, ++
-	1882, 546 -	-	1 — 8 *Cv* 9 *D Cv*	10 — 25 (16) *D*	26 — 28 (3) *L*	29 *LS* 30 — 35 (6) *S*
						1 *Cd* —

Scelidotherium leptocephalum OWEN.

Squelette d'un individu trouvé entre Recoletta et Palermo, sur les bords du Rio de la Plata, près de Buenos-Ayres. Il a été monté par M. DEYROLLE (cat. 1885—24).

La colonne vertébrale de ce très beau squelette est composée de 7 *Cv*, 15 *D*, 5 *L*, 6 *S*, 17 *Cd*.

La 7e vertèbre a encore des trous transversaux très larges.

8 paires de côtes s'attachent au sternum.

Le sternum est composé du manubrium et de 6 sternèbres.

Les dernières 3 côtes n'ont pas d'articulation avec le processus transversus du corps vertébral, et ne s'articulent qu'avec la racine de l'arc neural de la même vertèbre (voyez OWEN, *Megatherium* 1855, p. 372). Les deux dernières côtes n'ont pas le tuberculum costae pour l'articulation avec le proc. transv. de la vertèbre. La dernière côte est plus courte que la précédente, la première vertèbre lombaire n'a pas de surfaces articulaires

costales, le nombre des vertèbres dorsales est alors quinze. Le processus lateralis de la 1ère vertèbre lombaire est un peu plus massif que le processus transversus de la dernière dorsale: il n'y a pas de processus costarius. La 3e, 4e et 5e vertèbre lombaire et la 1ère vertèbre sacrale ont des processus articulares superiores. Ces articulations compliquées des vertèbres lombaires qu'on trouve chez les *Myrmecophaga*, on les trouve aussi mais pas si compliquées chez le *Megatherium* (Owen, p. 374); le *Scelidotherium* les a de même, mais encore moins compliquées que ce dernier; c'est ainsi un développement progressif de ces articulations dans les trois formes. Dans notre exemplaire de *Scelidotherium* L_5 et S_1 ont à droite deux surfaces articulaires pour le proc. articularis inf. et le processus transversus de L_4 et de L_5; à gauche on les trouve aussi au L_5 et S_1, mais elles ne sont pas si distinctes. Les processus spinosi des 6 vertèbres sacrales forment une crête osseuse; les vertèbres dorsales ont de grands proc. spinosi[1], ceux des vertèbres cervicales sont plus petits; les vertèbres caudales ne les ont pas.

La première hæmapophyse se trouve entre la 2e et la 3e vertèbre caudale.

S_1 a les processus articulares superiores, S_6 les processus inferiores. Les trois premières vertèbres sacrales s'articulent avec l'ilium, les deux dernières avec l'ischium. Les vertèbres caudales ont de grands processus latéraux.

Je ne connais pas de description complète de la colonne vertébrale du *Scelidotherium*.

Owen (1842, p. 53) écrit: »in the *Scelidotherium* (likewise) the 3 lumbar vertebrae are unanchylosed (voy. aussi 1855, p. 383). L'exemplaire de Paris a 5 vertèbres lombaires.

Il existe une belle monographie du **Mylodon robustus** par Owen (1842)[2]. Il donne la formule vertébrale 7 *Cr*, 16 *D*, 3 *L*, 7 *S*, (20+?) *Cd*. Je cite: p. 47 »In the last dorsal vertebra the small rib (la 16e) was

[1] Gervais (1869 et 1855 pl. XIII fig. 7 et p. 50) décrit les surfaces articulaires suplémentaires »en avant et en arrière de l'apophyse épineuse, à la base de cette dernière et sur une ligne médiane«; Owen (1855, p. 372) les a décrites pour le *Megatherium*.

[2] The vertebrae of the skeleton of the *Mylodon* here described would appear to have been discovered in their natural relative position, for they were numbered consecutively from the atlas to the twenty-third vertebra, the body of which was separated from the above described anchylosed neural arch (p 56).

anchylosed by both its head and tubercle, resembling a long transverse process, perforated at its base.« Cette vertèbre est donc une vertèbre dorsolombaire.

p. 51 »9 ribs were articulated with the sternum.«

p. 64 »The sacrum of the *Mylodon*, defined by its connexions with the ossa innominata, consists of seven vertebrae; but according to the character of anchylosis it includes eleven.«

p. 47 »The last dorsal and all the lumbar vertebrae contributing to form an anterior prolongation of a peculiarly extensive sacrum.«

p. 66 »The complicated articular processus in front of the last dorsal vertebra indicate that it was interlocked with a double articular process on each side of the posterior part of the preceding dorsal vertebra (Pl. X, Fig. 1)«.

Ameghino (p. 741) donne pour le *Mylodon* la formule vertébrale: 16 *D*, 3 *L* 7 *S*, 20—24 *Cd.* Le Sternum consiste de 7 pièces.

Burmeister[1] (1865, p. 424) écrit »die mit dem Kreuzbein verwachsenen Lendenwirbel belaufen sich bei *Mylodon robustus* und ebenso bei *Mylodon gracilis* (2 ex.) auf drei, bei *Mylodon giganteus* nur auf zwei.« Le sacrum se compose d'après Burmeister dans le *Mylodon giganteus* de 5+2 vertèbres; il y a trois vertèbres lombaires (1864—1869, p. 163) »no cuatro, como en las especies menores«[2]. Dans le *Mylodon robustus* (p. 164) 7 côtes atteignent le sternum, qui se compose de 7 pièces (pl. V, fig. 2). Je cite encore: p. 167: El hueso esternocostal octavo se une (dans le *Mylodon gracilis*) con la última (septima) vértebra esternal directamente, y no con el septimo hueso esternocostal como en el *Mylodon robustus.*

Le dernier sternèbre est atteint par deux paires de côtes dans

[1] Il se trouve à Buenos-Aires un squelette complet de *Mylodon gracilis* (Burmeister 1865, p. 421; voy. aussi cependant): 1864, p. 160, Circumstancias muy favorables han traido à mis manos todas las partes que faltaban al esqueleto primero.

[2] 1864, p. 163 . . .; siendo el numero de las vértebras sacrales, de solo cinco, y el de las vértebras lumbares unidas con el sacro de dos. — »De las once vertebras libres antes de la pelvis que tenemos en el Museo público, solamente una, la última, no tiene superficies articularias de costillas; lo que prueba que ella es vértebra lumbar, y que el número completo de tales vértebras fué tres, no cuatro, como en las especies menores.«

p. 164. El esternon del *Mylodon robustus*) es compuesto lo mismo que el des *Megaterio*, de siete vértebras esternales, de las cuales ya son conocidas las seis primeras, faltando la última, llamada apéndice xifoides, en la fig. de Owen pl. IV de su obra.

le *Mylodon gracilis*, d'une paire seulement dans le *Mylodon robustus* p. 168, 169: voyez aussi p. 170: la figure n'est pas d'accord avec le texte).

Dans le musée de Paris se trouve:

Lestodon armatus. P. Gervais (Mém. de la soc. géol. de France 1873; cat. de l'an. comp. fév. 1857). s. *Mylodon armatus* (Lydekker 1893)[1] s. *Mylodon giganteus* (Burmeister; 1864, p. 161).

Bassin et quelques vertèbres; mal conservés. Avec la première vertèbre sacrale est ossifiée la dernière lombaire; les processus articulares de celle-ci sont en connexion avec l'os iliaque. C'est le cas aussi avec la vertèbre lombaire précédente; la lombaire, qui suit, — la dernière vertèbre présente et très endommagée — est ossifiée avec les autres aussi, mais les processus articulares n'atteignent plus les os iliaques.

Il y a 6 vertèbres sacrales, la dernière est ossifiée avec la cinquième, mais les processus latéraux asymmétriques et ossifiés avec ceux de la 5e vertèbre sacrale ne sont pas en connexion avec les ossa coxae. La 6e vertèbre sacrale a des processus articulaires inférieurs. Les processus spinosi des 6 vertèbres sacrales et des 3 lombaires forment une crête osseuse.

Comme Lydekker, après avoir vu beaucoup de crânes de *Mylodon*, conclut que les Mylodons, décrits dans la littérature, appartiennent tous à la même espèce, il est vraisemblable que le cas de Burmeister avec 4 au lieu de 3 vertèbres lombaires (*Myl. gracilis, Myl. robustus* et *Myl. giganteus*) est une variété. (Voy. aussi p. 12,2.)

Dans l'exemplaire de Londres le sacrum consiste de 7, dans celui de Paris de 6 et dans celui de Buenos-Aires (Burmeister) de 5 vertèbres.

Le **Glyptodon typus**, Nodot (fév. 1857) du musée de Paris possède 7 vertèbres cervicales, 12 dorsales, 7 lombaires, 10 (ou 9) sacrales (desquelles 4 atteignent l'os iliaque et 2 [ou 1] l'ischion) et 14 caudales. Il n'est pas impossible pourtant, que la 1e vertèbre lombaire ait eu des côtes. Ameghino (p. 777) indique 12 ou 13 vertèbres dorsales, 6 ou 8 vert. lombaires et 9 ou 10 vert. sacrales et pour *Glyptodon reticulatus* 11 vert. dorsales et 7 lombaires.

[1] Lydekker (1893, p. 79): From a survey of some five-and-twenty more or less nearly complete skulls (de *Mylodon*, to say nothing of a number of upper and lower jaws, I am convinced that the whole of the long list of names given above are synonyms of this species.

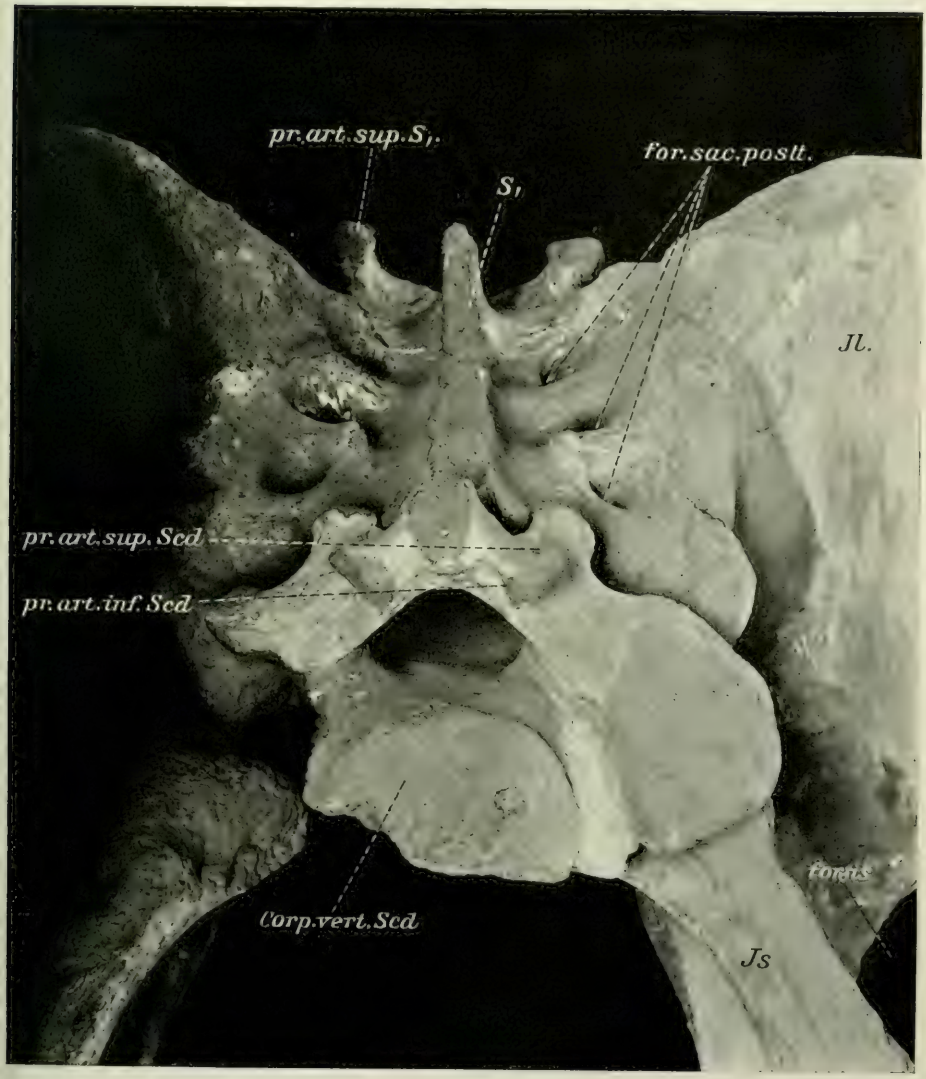


Foto: Frets et Cintrakt, Paris.

Fig. 1.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lydekker est convaincu que »all the specimens of *Glyptodon* from the Argentine Pampas are referable to a single species« (p. 6).

De ces observations peu nombreuses sur les variétés de la colonne vertébrale des Edentés fossiles je rappellerai:

le bassin de *Megatherium* de Paris (p. 11).

la partie caudale du sternum de Paris (p. 9).

la vertèbre dorsolombaire de *Mylodon*, ex de Londres (p. 15).

le bassin de cet exemplaire de *Mylodon*.

le nombre variable des vertèbres lombaires des exempl. de *Mylodon* étudiés par Burmeister.

le développement progressif des articulations à doubles disques des vertèbres lombaires de *Scelidotherium*, *Megatherium* et *Myrmecophaga* (p. 15).

Je remercie sincèrement MM. les Professeurs Edm. Perrier et Marc. Boule de m'avoir permis d'étudier les collections du Jardin des Plantes; et d'autre part MM. les Docteurs Anthony et Thevenin pour les informations qu'ils m'ont données dans le laboratoire d'anatomie comparée et de paléontologie.

Planche X et XI. Fig. 1 et 2.

Fig. 1. *Megatherium Cuvieri*. Bassin. Vue d'arrière et de dessus. On voit 3 foramina sacralia, les processus articulares sup. de la 1. vert. sacrale; les proc. articulares sup. et inf. de la vertèbre sacrocaudale.

Fig. 2. Id. Vue laterale. On voit que la vertèbre sacrocaudale est presque libre.

Ouvrages cités.

1864—69. F. Ameghino. Anales del Museo público de Buenos-Ayres. T. I.

1889. —— Contr. al con d. l. Mamiferos fósiles de la República Argentina. Buenos-Aires et Paris.

1864—69. H. Burmeister. Anales del Mus. pub. Buenos-Aires. T. I.

1876. —— Description physique de la République Argentine. Paris, traduit de l'allemand.

1875. —— Die fossilen Pferde der Pampasformation. 4°.

1885. W. H. Flower. An introduction to the Osteologie of the Mammalia. 3. ed. revised with the assistance of H. Gadow. London.

1855. P. Gervais. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition de l'Amérique du sud sous la direction de F. de Castelnau 7. Partie. Zoologie. Anatomie, p. 1 à 64. Paris.

1867. P. Gervais. Sur une nouv. coll.: d'oss. foss. de mamm. rec. p. M. Séguin C. R. des Se. de l'Ac. d. Sc. T. LXV. p. 279—282.

1867—69. —— Zoologie et Palaeontologie générales. Nouv. rech. sur les animaux vert. etc. 1. sér. Texte et Atlas. p. 1—29. Paris.

1869. P. Gervais. Zoologie et Palaeontologie générales des Edentés vivants et fossiles. Nouv. Arch. du Muséum. T. V. p. 1.
1871-73. —— Sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. 44 pag., 9 Pl. — Mémoires de la société géologique de France. 2. sér. T. IX. Paris.
1872. —— Formes cérébr. de mammifères. Journ. de Zoologie. T. I. p. 425.
1877. —— Ostéographie des Monotrèmes vivants et fossiles. Atlas. pl. 6 et 7.
1878. —— Nouv. rech. sur les mamm. foss. etc. p. 1359. C. R. des sc. de l'Ac. des Sc. Paris. T. LXXXVI.
1880. H. Gervais et Ameghino. Les mammifères fossiles d. l'Amérique du Sud. Paris et Buenos-Aires. 8°.
1868. G. Krefft. On the Discovery of a new and gigantic fossil species of Echidna in Australia. Mit Abb. Annals and Magazine of Natural History. Vol. I. 4. ser. p. 113—114.
1841—42. Lund. Blik paa Brasiliens Dyreverden etc. Mémoires Soc. Roy. des Sc. de Copenhague. Vol. VIII. p. 27, 61, 217. Vol. IX.
1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum. Part. V. R. Lydekker. London.
1893—94. R. Lydekker. Fossil Vertebrates of Argentina. Part. II. Anales del Museo de la Plata. Palaeontologia Argentina III. La Plata 1894.
1865. P. Merlieux. Revue et Mag. de Zoologie, mars 1865.
—— E. Merlieux. Apropos du Glyptodon clavipes du mus. d'hist. de Paris. Paris. Thunot et C°., rue Racine 26.
1840. Owen. Fossil Mammalia. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Beagle Part. I. 4°.
1841. R. Owen. Description of a Tooth and Part of the Skeleton of the Glyptodon clavipes, etc. p. 81—107, 3. T. Transactions of the Geological Society of London. 2nd Ser. Vol. VI. P. I.
1842. —— Description of the skeleton of Mylodon robustus. London 1842. 1838—40.
1851. —— On the Megatherium. — I. Preliminary observations on the exogenous processus of vertebrae. Phil. Transact. London 1851. Vol. CXLI. Part. II. p. 719—765.
1855. —— On the Megatherium. Part. II. p. 359. Vol. CXLV. Part. II.
1857. —— On the Scelidothere Scelidotherium leptocephalum, Owen). Philosophical Transactions. 1857. Vol. CXLVII. Part. I. p. 101—111.
1883. —— Evidence of a large extinct Monotreme Echidna Ramsayi, Ow. from the Wellington Breccia Cave, New South Wales. Pl. 14. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1884. Vol. CLXXV. Part. I. p. 273—275.
1821. Chr. Pander et E. d'Alton. Das Riesenfaultier: Bradypus giganteus. Bonn.
1866. G. Pouchet. Contribution à l'anatomie des Edentés. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie 1866; 3. ann. 1. mémoire. p. 112—129; 2 Pl.; 2 mem. p. 337—353, 2 Pl. Glyptodon.
1865. L. Sénéchal. Notice sur l'armature et le syst. d . du Glyptodon clavipes. Paris, Balitout, Questroy et C°., rue Baillif 7.
1902. Stromer von Reichenhall. Zoologica. 1902.

Fig. 2.

Foto: Frets et Cintrakt, Paris.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo.

Von

W. Felix, Zürich.

Mit 22 Figuren im Text.

Ich bin mit einer Untersuchung über die Entwicklung der Rumpfgefäße der Wirbeltiere beschäftigt. Aus dieser Untersuchungsreihe veröffentliche ich im Nachfolgenden die Ergebnisse beim Menschen. Ich tue das lediglich in dem Wunsche, meine Befunde für das im Erscheinen begriffene Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen von KEIBEL und MALL nutzbar zu machen.

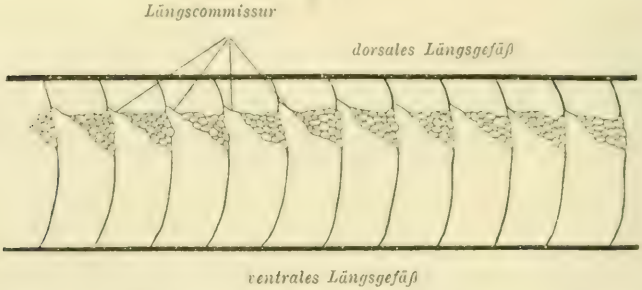
Den wegleitenden Gedanken meiner Untersuchung habe ich bereits im Kapitel Urogenitalsystem des großen Handbuches von HERTWIG, Bd. III, S. 401ff. niedergelegt. Ich machte dort den Versuch, den filtratorischen Apparat der einzelnen Vertebraten-Vornieren zu homologisieren; ich gebe ihn hier etwas ausführlicher wieder.

Amphioxus.

Die Gefäßverhältnisse des *Amphioxus* kennen wir aus der Arbeit von BOVERI (92). Ich gebe aus ihr das uns Interessierende zunächst im Schema wieder (Fig. 1). Wir sehen zwei Längsgefäße, ein ventrales und ein dorsales, die V. subintestinalis und die Aorta dorsalis. Zwischen diesen beiden Längsgefäßen sind in regelmäßigen Abständen Quergefäße angeordnet, die ich viscero-ventrale Bogengefäße nennen will. Ein jedes Bogengefäß verläuft zwischen Splanchnopleura und Darm und wird in seinem Verlaufe durch ein Wundernetz unterbrochen. Die Wundernetze sind gebunden an die Harnkanälchen, sie treten nur da auf, wo diese liegen, und ihre Ausbreitung entspricht der eines Harnkanälchens samt

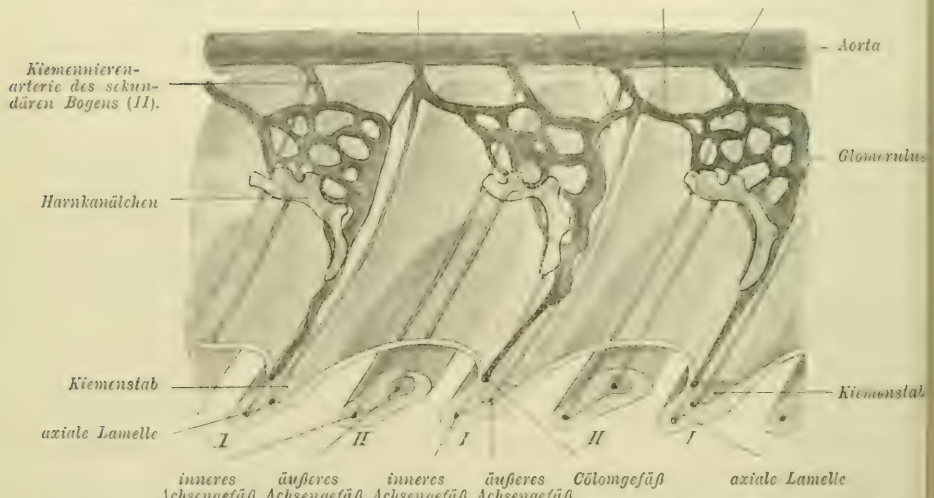
seinem Solenocytenfelde; Boveri faßt sie deshalb mit Recht als Glomeruli auf. Jedes viscero-ventrale Bogengefäß wird also

Fig. 1.



Schema des visceroventralen Bogensystems eines *Amphioxus*. Das visceroventrale Bogensystem verbindet ein ventrales Längsgefäß und ein dorsales Längsgefäß. In jeden visceroventralen Bogen ist ein Wundernetz derart eingeschaltet, daß er durch dasselbe mit dem nachfolgenden Bogen verbunden wird. Aus der Summe der Wundernetze entsteht ein Längsgefäß, das parallel der Aorta dorsalis verläuft und die einzelnen visceroventralen Bogen untereinander verbindet.

Fig. 2.



Flächenbild der medialen Wand des subchordalen Cöloms zur Darstellung der Beziehung zwischen Nierenkanälchen und Gefäßsystem des *Amphioxus*. Mit I sind die primären Kiemenbogen, mit II die sekundären Kiemenbogen bezeichnet. Im primären Kiemenbogen laufen drei visceroventrale Bogengefäße, im sekundären Kiemenbogen deren zwei. Je eines der Gefäße des primären und des sekundären Bogens bilden die Vasa afferentia des Glomerulus, aus dem zwei Vasa efferentia herausführen, das Efferens cranialis, welches die Verbindung mit der Aorta herstellt, das Efferens caudalis, welches Verbindung mit einem visceroventralen Bogengefäß des nächstfolgenden primären Kiemenbogens eingeht. Nach Boveri (92).

durch seinen Glomerulus zweigeteilt, wir sprechen am besten von einem Vas afferens des Glomerulus, das von der V. subintestinalis kommt, und einem Vas efferens, das zur Aorta dorsalis geht. Das

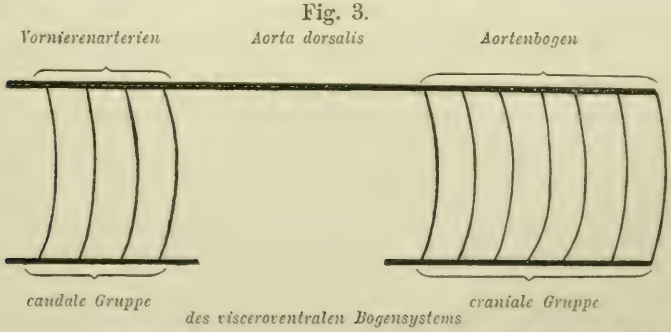
Vas afferens ist einfach, das Vas efferens stets doppelt; die beiden efferentia liegen in cranio-caudaler Richtung hintereinander, wir können deshalb ein craniales und ein caudales Vas efferens unterscheiden. Das efferens cranialis mündet in die Aorta, das efferens caudalis in das efferens cranialis des nächstfolgenden Glomerulus. Da sämtliche Glomeruli zwei efferentia haben und jedes efferens caudalis die Verbindung mit dem nächstfolgenden efferens cranialis vermittelt, entsteht aus der Summe der Glomeruli und der caudalen efferentia eine parallel der Aorta verlaufende Blutbahn, die ich als Längscommissur des viscero-ventralen Bogengefäßsystems bezeichne.

Die wirklichen Verhältnisse, wie sie in Fig. 2 wiedergegeben sind, sind etwas komplizierter. Wir haben beim *Amphioxus* neben den primären Kiemenbogen sekundäre, in der Figur sind die primären Kiemenbogen mit I, die sekundären mit II bezeichnet. In dem primären Kiemenbogen liegen 3, im sekundären 2 Bogengefäße, im ganzen also 5. Statt dieser 5 Gefäße ist im Schema nur ein einziges gezeichnet. Von diesen 5 Bogengefäßen steht im primären wie im sekundären Bogen immer nur eines mit dem Glomerulus in Verbindung; es existieren also in Wirklichkeit zwei afferentia, eines des primären und eines des sekundären Bogens; die efferentia zeigen gegenüber dem Schema keine Änderung.

Selachier.

Die Gefäßverhältnisse der Selachier stelle ich gleichfalls im Schema dar (Fig. 3). Auch hier haben wir zwei Längsgefäße, ein

Fig. 3.



Schema des visceroventralen Bogensystems eines Selachiers. Das visceroventrale Bogensystem ist in zwei Gruppen gespalten, eine craniale Gruppe, respräsentiert durch die Aortenbogen, eine caudale Gruppe, repräsentiert durch die Vornierenarterien, die sich später zur A. vitellina vereinigen.

ventrales: die V. subintestinalis und ein dorsales, die Aorta dorsalis. Die V. subintestinalis wird hier durch das Herz (in dem Schema nicht gezeichnet) unterbrochen, wir unterscheiden ein craniales Stück,

das die Aorta ventralis darstellt, und ein caudales Stück, die V. subintestinalis im engeren Sinne. Zwischen diesen beiden Abschnitten des ventralen Gefäßes und der dorsalen Aorta sind, wie beim *Amphioxus*, Quergefäße ausgespannt, die viscero-ventralen Bogengefäße. Die Bogengefäße des cranialen Abschnittes werden durch die Aortenbogen repräsentiert, die des hinteren Abschnittes sind als die Paul Mayerschen Darmgefäße bekannt. Beide Bogengefäßgruppen zeigen volle Übereinstimmung, sie haben dieselben Verbindungen und liegen beide zwischen Splanchnopleura und Darm. Die Bogengefäße der caudalen Gruppe stehen in Beziehung zur Vorniere; 1) finden sich diese Bogengefäße nur in der Vornierengegend, und zwar liegt immer ein Gefäß caudal von dem entsprechenden Vornierenkanälchen; 2) verschiedene Selachierfamilien zeigen eine verschiedene Zahl von Vornierenkanälchen und mit dieser verschiedenen Zahl der Vornierenkanälchen variiert auch die Zahl der Bogengefäße, so hat z. B. *Pristiurus* 4 Vornierenkanälchen und 4 Bogengefäße, *Torpedo* 7 Vornierenkanälchen und 7 Bogengefäße; 3) sind die einzelnen Vornierenkanälchen nicht gleich kräftig entwickelt, dementsprechend sind auch die Bogengefäße nicht gleich stark entwickelt, einem kräftig entwickelten Vornierenkanälchen entspricht auch ein kräftig entwickeltes Bogengefäß; 4) sehen wir bei der Rückbildung der Vorniere, daß die Vornierenkanälchen und ihre Nephrostomata miteinander verschmelzen; synchron mit dieser Verschmelzung der Vornieren-Bestandteile tritt auch eine Verschmelzung der Bogengefäße ein; endlich ist 5) durch Rückert (88) wenigstens bei *Torpedo* festgestellt worden, daß die Bogengefäße gegenüber den Vornieren-Ostien eine Erweiterung zeigen. Aus alledem geht hervor, daß die Bogengefäße in inniger Beziehung zu den Vornierenkanälchen stehen und daß Rabl (96) im Recht ist, wenn er diese Bogengefäße direkt als Vornierenarterien bezeichnet. Die Vorniere der Selachier wird vollständig zurückgebildet, die Vornierenarterien verschmelzen zwar miteinander, bleiben aber schließlich erhalten, weil aus ihnen die Dottersackarterie, die A. vitellina hervorgeht.

Vergleichen wir zunächst die Gefäßverhältnisse der Selachier mit den Gefäßverhältnissen des *Amphioxus*, so dürfen wir wohl ohne weiteres die Bogengefäße der cranialen Gruppe mit den vorderen Bogengefäßen des *Amphioxus* identifizieren. Es besteht aber nicht der geringste Hinderungsgrund, auch die Bogengefäße der caudalen Gruppe einem Teil der caudalen Bogengefäße des

Amphioxus gleichwertig zu setzen; schon Boveri hat diesen Vergleich durchgeführt. Bei dem Vergleiche fällt uns auf, daß die Zahl der Bogengefäße der Selachier eine außerordentlich geringe ist. Den Grund für diese Verkürzung haben wir zu suchen in der Verkürzung der Kiemen- und der Vornierenregion. Die Kiemenregion wird von hinten her in caudo-cranialer Richtung, die Vornierenregion von vorn her in cranio-caudaler Richtung zurückgebildet. Infolgedessen kommen Kiemen- und Harnkanälchen nicht mehr nebeneinander im gleichen Segment vor, wie das der *Amphioxus* zeigt, sondern sie werden auseinandergerückt, die Kiemen liegen mehr in der vorderen, die Vornierenkanälchen mehr in der hinteren Partie und dieses Auseinanderrücken bewirkt auch die Trennung der Bogengefäße in die beiden Gruppen, die craniale und caudale. Ob in früheren Entwicklungsstufen sich zwischen den beiden Gruppen und schwanzwärts von der caudalen Gruppe noch Gefäße nachweisen lassen, ist nicht festzustellen, da Untersuchungen, die speziell auf Beantwortung dieser Frage gerichtet sind, noch nicht ausgeführt wurden, immerhin ist das Auffinden weiterer Gefäße sehr unwahrscheinlich, da die Vornieren-Arterien von Rabl untersucht worden sind, und wir wohl erwarten dürfen, daß bei der absoluten Zuverlässigkeit dieses Forschers keine Arterie übersehen worden ist.

Weiter fällt bei einem Vergleich das Fehlen der Wundernetze in der caudalen Gruppe auf. Das Fehlen derselben hängt wieder mit der rudimentären Ausbildung der Vorniere dieser Tiere zusammen. Es gibt unter den Wirbeltieren keine Vorniere, die so schlecht ausgebildet wäre wie die der Selachier, die Vornierenkanälchen der Selachier sind nicht bloß örtlich verkürzt, indem sie in nur ganz wenigen Segmenten vorkommen, sondern auch zeitlich, weil sie nur während einer verschwindend kleinen Periode der Gesamtentwicklung bestehen.

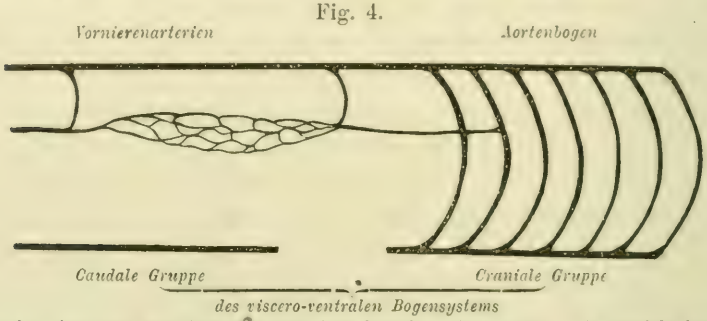
Wir können die Verhältnisse bei den Selachiern dahin zusammenfassen, daß die viscero-ventralen Bogengefäße durch Rückbildung der Kiemen und Rückbildung der Vorniere in zwei Gruppen getrennt werden, in eine vordere Gruppe, die im Dienst des Kiemen-Apparates bleibt, Kiemengefäße oder Aortenbogen, und eine hintere Gruppe, die ihre Beziehungen zu den Harnkanälchen beibehält, die Vornieren-Arterien bzw. die Vornieren-Dottersackarterien.

Ganoiden.

Auch die Ganoiden zeigen die beiden Längs- und die viscero-ventralen Bogengefäße; das ventrale Längsgefäß wird wie bei

den Selachiern durch das Herz unterbrochen Fig. 4). Die Aorta ventralis steht durch Bogengefäße mit der Aorta dorsalis in Verbindung. Daß diese Bogengefäße den Aortenbogen der Selachier und den vorderen Kiemenarterien des *Amphioxus* homolog sind, bedarf keiner weiteren Erörterung. Die caudale Gruppe der Bogengefäße, welche bei den Selachiern die V. subintestinalis im engeren Sinne mit der Aorta dorsalis verband, fehlt scheinbar vollständig. Um sie zu suchen, haben wir uns zu erinnern, daß die Bogengefäße der caudalen Gruppe zu den Vornierenkanälchen in Beziehung stehen. Die Vorniere der Ganoiden — ich lege meiner Darstellung die Verhältnisse bei *Amia calva* zugrunde — besteht

Fig. 4.



Schema des visceroventralen Bogensystems eines Ganoiden (*Amia calva*). Die craniale Gruppe des visceroventralen Bogensystems wird durch die Aortenbogen repräsentiert, eine caudale Gruppe wird dargestellt durch die primäre und sekundäre Wurzel der A. mesenterica sup. Der Vornierenglomerulus ist als Längscommissur zwischen diesen Wurzeln eingeschaltet, er setzt sich cranialwärts in ein Längsgefäß fort, das in Verbindung mit dem 6. und 7. Aortenbogen kommt, nach rückwärts in ein Längsgefäß, welches als A. mesenterica sup. entlang der dorsalen Darmperipherie verläuft. Das Verbindungsgefäß zwischen Aortenbögen und Glomerulus, der Glomerulus selbst und die A. mesenterica repräsentieren die Längscommissur des visceroventralen Bogensystems, die beiden Wurzeln der A. mesenterica sup. stellen Reste von visceroventralen Bogen dar.

im ausgebildeten Zustand aus einer Vornierenkammer, die sich über mehrere Körpersegmente erstreckt, und aus einem Vornierenkanälchen. Die mediale Wand der Vornierenkammer wird beiderseits durch eine Wundernetzbildung eingestülpt, rechtes und linkes Wundernetz sind an ihrem cranialen Ende getrennt, an ihrem caudalen vereinigt. Wir haben mithin ein unpaares Wundernetz mit drei Polen, zwei cranialen und einem caudalen. An den beiden cranialen Polen tritt rechts und links ein Vas afferens in das Wundernetz ein, am caudalen unpaaren Pole ein einziges Vas efferens aus. Verfolgt man die afferentia cranialwärts weiter (Fig. 4), so findet man sie in Zusammenhang mit den beiden letzten Bogengefäßen der cranialen Gruppe, und zwar als deutliche Längscommissur. Das efferens setzt sich entlang der dorsalen Darmperipherie caudalwärts als A. mesenterica sup. fort. Die beiden

afferentia und das efferens werden durch Quergefäße mit der Aorta dorsalis verbunden. Diese Gefäße sind in der Literatur als primäre (die paarigen) und sekundäre (die unpaare) Wurzeln der A. mesenterica sup. bekannt. Im Verlauf der Entwicklung werden primäre Wurzeln und Glomerulus zurückgebildet, die sekundäre Wurzel bleibt allein erhalten.

Vergleichen wir zunächst die Ganoiden-Verhältnisse mit denen des *Amphioxus*, so haben wir bereits vorhin erwähnt, daß die craniale Gruppe der Ganoidenbogengefäße den cranialen Bogengefäßen des *Amphioxus* entspricht. Die Vasa afferentia erscheinen wenigstens zwischen dem 6. und 7. Bogen als Längscommissur, es wäre deshalb möglich, die Vasa afferentia, die beiden Wundernetze, das Vas efferens und seine Fortsetzung, die Art. mesent. sup. mit den Längscommissuren des *Amphioxus* zu vergleichen, wir hätten hier nur den Unterschied, daß die Längscommissuren des *Amphioxus* in ganzer Ausdehnung paarig sind, während die Längscommissuren der Ganoiden im vorderen Abschnitt wohl paarig, im hinteren Abschnitt aber unpaar sind. Der Glomerulus der Ganoidenvorniere ist einer Reihe von *Amphioxus*-Glomeruli homolog, das geht hervor 1) aus der Tatsache, daß der Ganoiden-Glomerulus sich über mehrere Segmente erstreckt, und 2) daß er bei jüngeren Embryonen in einzelne voneinander getrennte Abschnitte zerfällt. Entsprechen aber die Vasa afferentia, die Glomeruli, das Vas efferens und die A. mesenterica sup. den Längscommissuren des *Amphioxus*, so müssen folgerichtig die Querverbindung zwischen afferentia und efferens einerseits und der Aorta anderseits, d. h. die primären und die sekundäre Wurzel der A. mesenterica sup. Resten von viscero-ventralen Bogengefäßen gleich gesetzt werden. Bei jüngeren Embryonen, deren Glomeruli in 4—5 Abschnitte zerfallen können, stehen diese Abschnitte gleichfalls durch Quergefäße mit der Aorta in Verbindung und auch diese Quergefäße würden dann als Reste von visceroventralen Bogengefäßen anzunehmen sein. Auch hier hätten wir dann die gleichen Erscheinungen wie an der Längscommissur zu beobachten, daß die cranial gelegenen Bogengefäße noch paarig, die weiter caudal gelegenen Bogengefäße unpaar ausgebildet werden.

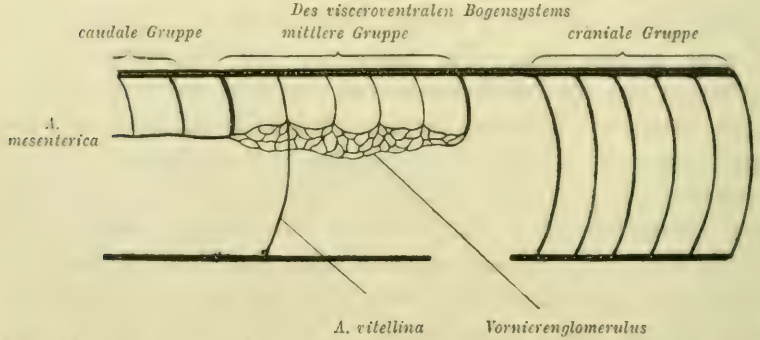
Alle diese Quergefäße entsprechen aber nur einem Abschnitt der *Amphioxus*-Bogengefäße, und zwar demjenigen, den wir oben als craniales efferens bezeichnet haben. Solange keine Verbindung mit der V. subintestinalis nachgewiesen ist, oder solange kein andrer Nachweis geliefert werden kann, daß die Wurzeln der

A. mesenterica sup. homolog den Bogengefäßen der caudalen Gruppe sind, ist der Homologisierungsversuch nicht sicher begründet. Das mir zur Verfügung stehende Ganoidenmaterial reicht leider nicht aus, diese Frage zur Entscheidung zu bringen, wir sind aber durch Vergleiche mit den Teleostiern in der Lage, trotzdem die Vornierengefäße der Ganoiden mit den Bogengefäßen der caudalen Gruppe der Selachier zu homologisieren.

Teleostier.

Die Rumpfgefäße der Teleostier gleichen fast vollständig denen der Ganoiden, das ventrale Längsgefäß wird wieder durch das Herz in die Aorta ventralis und die V. subintestinalis im engeren Sinne geschieden (Fig. 5). Die ventrale Aorta steht durch die Aortenbogen mit der dorsalen Aorta in Verbindung. Diese Aortenbogen sind selbstverständlich denen der Ganoiden, denen der Selachier

Fig. 5.



Schema des visceroventralen Bogensystems einer Forelle. Das visceroventrale Bogensystem zerfällt hier in drei Gruppen, in eine craniale Gruppe, repräsentiert durch die Aortenbögen, in eine mittlere Gruppe, repräsentiert erstens durch die Verbindungsgefäße zwischen Vornierenglomerulus und Aorta und zweitens durch die A. vitellina, und endlich in eine caudale Gruppe (in der Fig. unvollständig dargestellt), repräsentiert durch Darmarterien, die sich beim Embryo zwischen A. mesenterica und A. analis vorfinden.

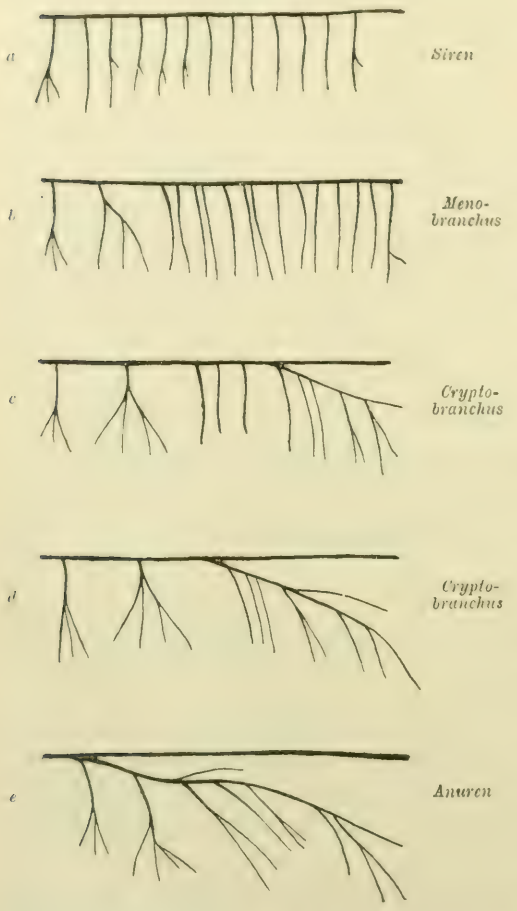
und damit den vorderen Bogengefäßen des *Amphioxus* homolog. Die craniale Gruppe der viscero-ventralen Bogengefäße wäre dadurch gefunden. Die caudale Gruppe der Bogengefäße ist wie bei den Ganoiden zunächst nicht sofort sichtbar. Wir müssen auch hier wieder die Vornierenverhältnisse prüfen, um diese caudale Gruppe zu finden. Die Teleostiervorniere besteht aus einer rechten und linken Vornierenkammer mit je einem Vornierenkanälchen. Die Vornierenkammer wird wie bei den Ganoiden durch den Glomerulus eingestülpt; dieser Glomerulus ist in seinem cranialen Abschnitte paarig, in seinem caudalen Abschnitt unpaar. Aus dem unpaaren

Glomerulus-Abschnitte tritt die A. mesenterica sup. aus und läuft wieder entlang der dorsalen Darm-Peripherie schwanzwärts. Der Glomerulus steht durch eine Reihe von Quergefäßen mit der Aorta dorsalis in Verbindung. Von diesen Quergefäßen sind die an den beiden cranialen Enden und dem caudalen Ende gelegenen die stärksten, sie entsprechen den primären Wurzeln und der sekundären Wurzel der Ganoiden (Fig. 5). Was uns bei Vergleich der Fig. 5 mit der Fig. 4 auffällt, ist das Fehlen der beiden afferentia. Bei den Salmoniden, nach denen ich das Schema zeichnete, steht der Glomerulus nicht mit den Bogengefäßen der cranialen Gruppe in Verbindung. Zweitens fällt uns auf, daß eines von den Quergefäßen durch das Wundernetz hindurchtritt und die V. subintestinalis erreicht. Dieses Gefäß wäre die Arteria vitellina und damit dem gleichnamigen Gefäß der Selachier homolog. Dieses eine Quergefäß, welches jetzt die V. subintestinalis bzw. das Dottersackcapillarnetz mit der Aorta dorsalis verbindet, rechtfertigt die Homologisierung aller übrigen Quergefäße mit den Bogengefäßen der caudalen Gruppe und rechtfertigt damit auch die Homologisierung der Quergefäße des Ganoiden-Glomerulus mit diesen caudalen Bogengefäßen. Drittens fällt uns auf, daß hinter der sekundären Wurzel der A. mesenterica noch eine Reihe weiterer Quergefäße diese Darmarterie mit der Aorta dorsalis verbindet (es sind in Fig. 5 nicht alle Quergefäße eingetragen). Diese Quergefäße werden bis auf eins, das zur A. analis wird, zurückgebildet; im Embryo erreichen sie die V. subintestinalis.

Vergleichen wir die Teleostier-Gefäßverhältnisse mit denen der übrigen bisher besprochenen Wirbeltiergruppen, so fällt uns auf, daß bei den Teleostiern die caudale Gruppe sehr groß ist; ihre Bogengefäße befinden sich entlang dem ganzen Darmrohre bis zum Enddarm gruppiert. Wir können deshalb zusammenfassend sagen: die viscero-ventralen Bogengefäße der Teleostier werden 1) durch die Anlage des Herzens, 2) durch ihre Beziehung zu den Kiemen, den Vornierenkanälchen und dem Darm in drei Gruppen getrennt: die eine Gruppe, vor dem Herzen gelegen, wird repräsentiert durch die Aortenbogen, die zweite Gruppe, caudal vom Herzen gelegen, enthält die Vornieren-Arterien und die A. vitellina, die dritte Gruppe, gleichfalls caudal vom Herzen, setzt sich zusammen aus den Darmarterien. Dabei vollzieht sich in der Richtung von vorn nach hinten ein wichtiger Umwandlungsprozeß, die craniale Gruppe ist paarig und ohne Längscommissur, die mittlere Gruppe ist im vorderen

Teile paarig, im hinteren Teil unpaar, bei ihr spielt die Längscommissur eine bedeutende Rolle. Die caudale Gruppe ist unpaar, zwar sind Stücke paariger Bogengefäße erhalten, aber die Längscommissur, die in ihr die Hauptrolle spielt, ist unpaar.

Fig. 6.



Vergleichend anatomische Darstellung der Arterienverhältnisse der Amphibien aus Klaatsch (1892): *a* stellt die Darmarterien von *Siren*, *b* von *Menobranchus*, *c* und *d* von *Cryptobranchus* und *e* der Anuren dar.

Amphibien.

Unsre Kenntnisse über die Rumpfgefäße der Amphibien sind lückenhaft, in bezug auf die Entwicklung derselben wissen wir so gut wie nichts. Auch hier können wir die drei Gruppen des viscero-ventralen Bogensystems unterscheiden; eine craniale Gruppe wird durch die Aortenbogen repräsentiert; eine mittlere Gruppe müßte in den Gefäßen der Vorniere gesucht werden, sie ist noch nicht nachgewiesen, doch zeigen die Arbeiten Filatows (1904 und 1905), daß dies Suchen wahrscheinlich erfolgreich sein wird; eine caudale Gruppe würde durch die Darmarterien dargestellt, für deren Anordnung die vergleichend anatomische Zusammenstellung von Klaatsch (92) wichtige Fingerzeige gibt. Ich reproduziere in der Fig. 6 die Zusammenstellung aus seiner Arbeit. Wir sehen in Fig. *a*, welche die Verhältnisse von *Siren* wiedergibt, zahlreiche aber unpaare Darmarterien, wir sehen dann weiter in den Fig. *b*, *c* und *d* (*Menobranchus* und *Cryptobranchus*) die Zahl dieser

Darmarterien allmählich abnehmen, indem eine Art von Längscommissur entwickelt wird, aus welcher die eigentlichen Darmarterien entspringen. Endlich sehen wir bei den Anuren (Fig. *c*) nur noch eine Darmarterie, die A. intestinalis communis, von der aus der gesamte Darm versorgt wird. Es ist möglich, daß die unbekannte Entwicklung bei Anuren zahlreiche viscero-ventrale Bogengefäße ergibt, die untereinander durch eine Längscommissur verbunden werden, und daß von den Wurzeln dieser Bogengefäße nur noch die am weitesten cranial gelegene als A. intestinalis communis erhalten bleibt, während die peripheren Gebiete sämtlicher Darmarterien durch eine Längscommissur ihr Blut aus dieser einzig erhalten gebliebenen Wurzel beziehen. Diese Unpaarigkeit der Darmarterien würde gar keine Schwierigkeit machen, da wir ja von den Teleostiern her wissen, daß die Unpaarigkeit gerade bei der dritten Gruppe sich allmählich aus dem paarigen Zustande entwickelt.

Reptilien.

Auch die Reptilien lassen die drei Gruppen des viscero-ventralen Bogengefäßsystems erkennen. Die craniale Gruppe wird durch die Aortenbogen repräsentiert. Eine mittlere Gruppe, die noch nicht bekannt ist, müßte in den Gefäßen der Vorniere gefunden werden. Die caudale Gruppe ist in den Darmarterien gegeben. Nach Hochstetter (98) wird die A. omphalo-mesenterica ursprünglich durch eine größere Zahl von Aortenästen vertreten, welche zum größten Teil paarig, teils von Anfang an unpaar entspringen. Mit Ausbildung des Darmgekröses verschmelzen die paarig entwickelten Darmarterien untereinander, und eines dieser unpaaren Gefäße wird zur A. omphalo-mesenterica, während die andern zurückgebildet werden. Ob eine Längscommissur gebildet wird, ist nicht bekannt, doch würde sie theoretisch fast erforderlich sein, wenn wir wissen, daß schließlich eine Arterie das Gebiet aller versorgt.

Vögel und Säugetiere.

Die Aortenbogen der Vögel und Säuger stellen die craniale Gruppe des viscero-ventralen Bogensystems dar; die mittlere Gruppe, die Beziehungen haben müßte zur Vorniere, ist nicht bekannt; die caudale Gruppe würde auf früherer Entwicklungsstufe durch zahlreiche Dottersackarterien, welche paarig aus den noch nicht vereinigten Aorten entspringen, repräsentiert.

Zusammenfassung.

Wir haben das Verhalten des viscero-ventralen Bogensystems innerhalb der einzelnen Klassen des Wirbeltierstammes kennen gelernt und können jetzt zusammenfassend sagen: Vom *Amphioxus* angefangen bis hinauf zu den Säugern lassen sich viscero-ventrale Bogengefäße entlang entweder der ganzen Länge oder entlang von Teilstrecken des Darmes nachweisen. Diese viscero-ventralen Bogengefäße liegen ursprünglich innerhalb der Kiemenbogen zwischen Splanchnopleura und Darm; sie verbinden im primitiven Zustand ein ventrales Längsgefäß, aus dem später Aorta ventralis, Herz und V. subintestinalis hervorgehen, mit einem dorsalen Längsgefäß, der Aorta dorsalis. In den Verlauf dieser Bogengefäße sind Wundernetze derartig eingeschaltet, daß sie zwei aufeinanderfolgende Bogen verbinden; aus der Summe der Wundernetze entsteht eine parallel der Aorta dorsalis verlaufende Längscommissur, die Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems. Die Wundernetze entsprechen in Lage und Ausdehnung den Harnkanälchen und ihren Verzweigungen. Später wird die Zahl der Kiemenbogen und der Harnkanälchen vermindert, die Kiemenbogen beschränken sich auf die cranialen, die Harnkanälchen auf die mittleren und caudalen Abschnitte des Rumpfes. Diese Scheidung zwischen Kiemen- und Vornierenregion hat auch eine Teilung der viscero-ventralen Bogengefäße in eine craniale und eine caudale Gruppe zur Folge. Die craniale Gruppe bleibt als Aortenbogensystem bis zu den Säugern erhalten. Die caudale Gruppe macht verschiedene Umänderungen durch, ihre einzelnen Bogen treten außer zu den Harnkanälchen auch zu der Darmdottersackwand in Beziehung, da die Vornierenkanälchen in der aufsteigenden Wirbeltierreihe immer mehr an Zahl abnehmen, spaltet sich die caudale Gruppe wieder in zwei Unterabteilungen, in eine mittlere Gruppe, welche zu Vorniere und Darm, und eine caudale Gruppe im engeren Sinne, welche nur noch zum Darm in Beziehung steht.

Kiemen und Vornierenkanälchen sind paarige Organe, wir werden deswegen die Erhaltung der Paarigkeit der Bogengefäße im cranialen und mittleren Abschnitt erwarten dürfen. Der Darm ist ein unpaares Organ, es wird deshalb bei den Bogen der caudalen Gruppe sich aus dem paarigen Zustand der unpaare entwickeln können.

Die Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems kann

in allen drei Gruppen erhalten bleiben oder zurückgebildet werden. Da, wo alle Bogengefäße einer Abteilung in ganzer Länge zur Ausbildung gelangen und in den erwachsenen Zustand übergeführt werden, ist sie nicht nötig, sie wird deshalb nicht mehr, oder nur unvollkommen angelegt. Wo nicht alle Gefäße einer Abteilung, wie das bei der mittleren und caudalen Gruppe der Fall ist, in den erwachsenen Zustand übergeführt werden, ist die Ausdehnung der Rückbildung abhängig von der Längscommissur. Diese teilt jedes Bogengefäß in ein Wurzelstück und ein peripheres Stück. Das periphere Stück steht mit dem einheitlichen Capillarnetz in der Dottersackdarmwand in Verbindung. Wo eine Längscommissur besteht, macht sie dieses periphere Capillarnetz unabhängig von dem einzelnen Wurzelstück; ist ein Wurzelstück eines oder mehrerer Bogengefäße genügend erweiterungsfähig, dann kann es mit Hilfe der Längscommissur die peripheren Stücke aller übrigen Bogengefäße und das von ihnen gespeiste Capillarnetz mit Blut versorgen; damit sind die übrigen Wurzelstücke unnötig geworden und fallen der Rückbildung anheim. Wir sehen deshalb im caudalen Abschnitt, wo die Rückbildung der zahlreichen Bogengefäße am stärksten auftritt, die Längscommissur am häufigsten erhalten.

Die Entwicklung der Rumpfgefäße beim Menschen.

Mit dieser Zusammenfassung ist der leitende Gesichtspunkt festgestellt, der bei allen Untersuchungen über die Entwicklung der Rumpfgefäße eines Wirbeltierembryo maßgebend sein sollte.

Um eine solche Untersuchung beim Menschen auszuführen, standen mir nur vier Embryonen zur Verfügung, die hinreichend jung waren, um wirklich die erste Entwicklung der Rumpfgefäße zu zeigen. Alle übrigen waren zu alt und zeigten Verhältnisse, wie sie bereits aus Bromanns Zusammenfassung (07) bekannt geworden sind. Zwei Embryonen wurden mir von dem verstorbenen Geheimrat Prof. Pfannenstiel anvertraut — ich gedenke seiner in herzlicher Dankbarkeit —; zwei weitere Embryonen stellte mir mein verehrter Freund und Kollege, Prof. Robert Meyer, Berlin, der uneigennützige Förderer so vieler entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten der letzten Zeit, zur Verfügung. Die Pfannenstiel-Embryonen tragen die Namen Pfannenstiel-Krömer, 1,38 mm gr. L. (Bestimmung aus der Serie)und 5—6 Ursegmentpaaren, und Pfannenstiel III, 2,6 mm gr. L. und 13—14 Ursegmentpaaren. Die beiden Robert Meyerschen Embryonen tragen die Bezeichnung R. Meyer 335,

1,73 mm gr. L. (Bestimmung aus der Serie und 8—10 Ursegmentpaaren, und R. Meyer 300, 2,5 mm gr. L. und 23 Ursegmentpaaren. Ich beschreibe die Rumpfgefäße dieser vier Embryonen der Reihe nach und beginne mit dem ältesten

Fig. 7.

Rekonstruktion des arteriellen Gefäßsystems eines menschlichen Embryo von 2,5 mm gr. L. und 23 Ursegmentpaaren. Embryo R. Meyer 300, aus der Sammlung von Prof. Dr. Robert Meyer, Berlin. Das arterielle Gefäßsystem besteht aus folgenden Teilen: der Aorta dorsalis, dem visceroventralen Bogensystem, der Längscommissur des visceroventralen Bogensystems, dem dorsalen Bogensystem und der Längscommissur des dorsalen Bogensystems und endlich aus der A. umbilicalis, welche durch den 19.—20. Bogen des visceroventralen Bogensystems mit der Aorta in Verbindung steht.

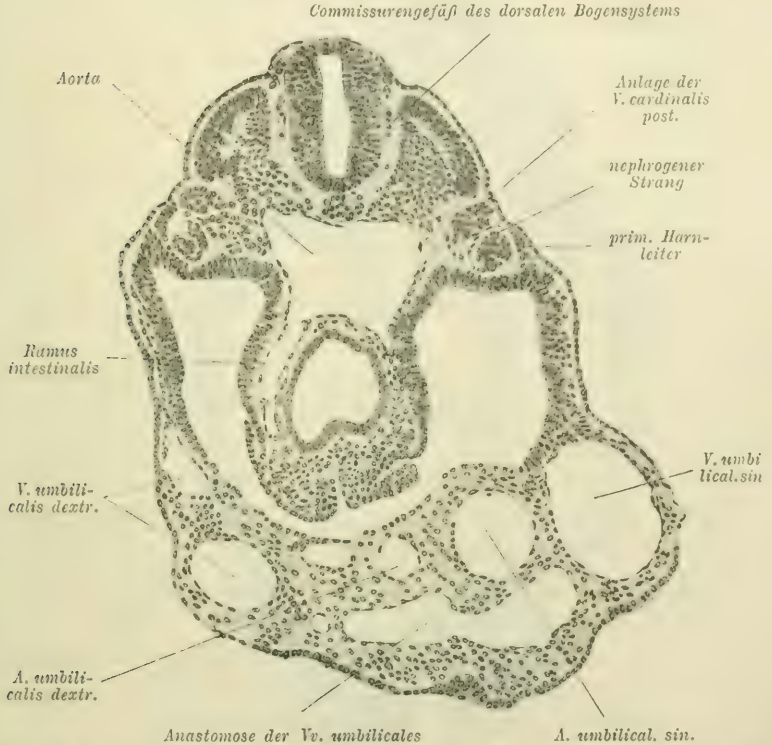
Embryo R. Meyer 300,
(Fig. 6, 7 u. 8).

Die beiden Aorten sind bereits in ihrer ganzen Länge als kontinuierliche Gefäße vorhanden und erstrecken sich von der Kiemenregion bis zur Schwanzspitze. Sie sind in ihrer ganzen Länge paarig, mit Ausnahme der Strecke im 10. bis 16. Ursegment, wo sie bereits zur unpaaren Aorta dorsalis vereinigt sind. Entlang der vorderen zwei Drittel liegen sie am dorsalen Umfang des Darmes, weiter caudal entlang der Seitenwand der Cloake. Sie sind überall mit geschlossener Wandung versehen, ihre Lichtung ist ziemlich gleichmäßig rund, nur überwiegt bald mehr der frontale, bald mehr der sagittale Durchmesser. Die unpaare Strecke zeigt eine langgestreckte spindelförmige Erweiterung (Fig. 7). Von den Aorten gehen bei diesem Embryo 21 paarige dorsale und 31 meist paarig angeordnete viscero-ventrale Bogengefäße aus.

Die dorsalen Gefäße sind bis auf die drei am weitesten cranial gelegenen streng metamer angeordnet, sie liegen stets zwischen zwei Ursegmenten, beginnen hinter dem dritten Ursegment und

enden hinter dem letzten, dem 23. Ursegment. Die drei am weitesten cranial gelegenen dorsalen Gefäße verteilen sich auf eine Strecke vom Interstitium zwischen 3. und 4. Ursegment bis zur vorderen Fläche des 5. Ursegmentes (Fig. 7). Sämtliche dorsalen Ge-

Fig. 8.

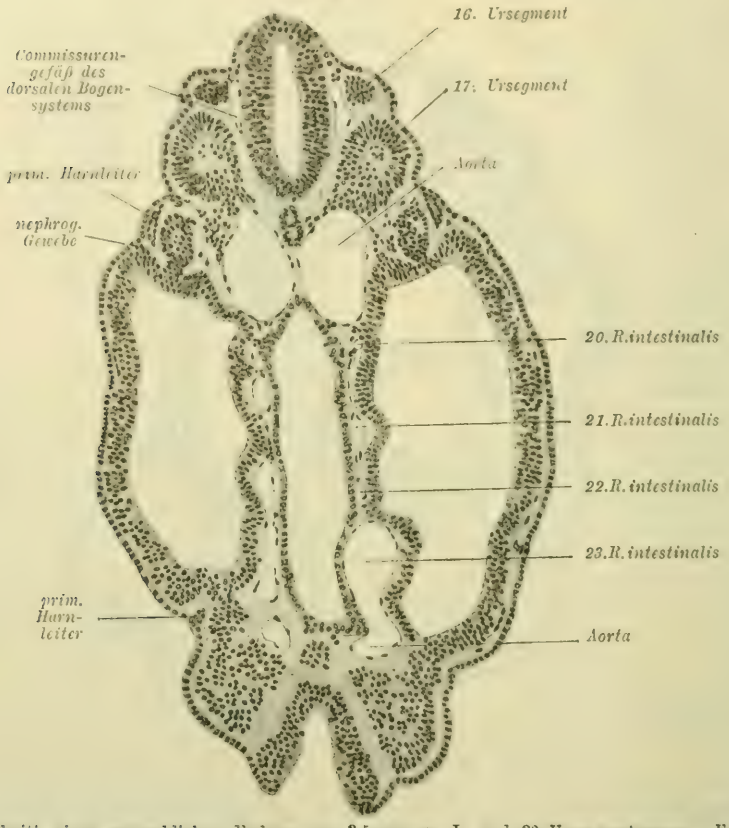


Querschnitt eines menschlichen Embryo von 2,5 mm. gr. L. und 23 Ursegmentpaaren. Embryo R. Meyer 300, Sammlung Prof. Dr. Robert Meyer, Berlin. 12. Objektträger, 4. Reihe, 2. Schnitt. Der Schnitt geht rechts (linke Seite der Figur) etwas vor der caudalen Wand durch das 13. Ursegment, links durch die Mitte des 13. Ursegmentes. Der Schnitt trifft das erste Bogenpaar der caudalen Gruppe des visceroventralen Bogensystems der Länge nach. Der rechte Pärling ist ein starkes Gefäß, das bis zur ventralen Darmperipherie reicht, der linke Pärling ist ein schwaches Gefäß, das nur in seinem Wurzelstück vom Schnitt getroffen ist. Neben dem Medullarrohr ist beiderseits die Längscommissur des dorsalen Bogensystems getroffen. Vergrößerung 150 : 1.

fäße verlaufen zwischen Medullarrohr und Ursegment und umfassen die ventrale Hälfte des letzteren, die meisten von ihnen werden an ihrem Ende durch ein Längsgefäß verbunden, das sich cranialwärts bis zur vorderen Fläche des ersten Ursegmentes, also über das Gebiet der dorsalen Äste hinaus, erstreckt, und caudalwärts am 17. dorsalen Gefäße, hinter dem 18. Ursegment endigt. Diese dorsalen Bogen bezeichne ich als dorsales Bogen-

system, das sie verbindende Längsgefäß als Längscommissur des dorsalen Bogensystems; Querschnitte dieser Längscommissur sind in den Fig. 8 und 9 zu sehen. Nicht alle dorsalen Bogen stehen mit der Längscommissur in Verbindung, die ersten 5 und der

Fig. 9.



Querschnitt eines menschlichen Embryo von 2,5 mm gr. L. und 23 Ursegmentpaaren. Embryo R. Meyer 300, Sammlung Prof. Dr. Robert Meyer, Berlin. 14. Objektträger, 2. Reihe, 6. Schnitt. Der Schnitt geht durch die Schwanzkrümmung des Embryo, trifft also hier den Embryo in frontaler Richtung. Der Ort des Schnittes ist in Fig. 7 durch eine Linie mit »XIV. 2. 6« angegeben. Auf der Kopfseite trifft er das 16. und 17. Ursegment, auf der Schwanzseite das noch nicht abgesetzte 24. Ursegment. Der Schnitt läuft fast parallel zur Aorta, trifft deswegen die einzelnen Rr. intestinales quer und die Längscommissur längs. Die Längscommissur des dorsalen Bogensystems ist auf der Kopfseite links und rechts getroffen. Vergrößerung 120 : 1.

14. bis 16. endigen vor Erreichung derselben blind (Fig. 7); es ist ziemlich wahrscheinlich, daß dieses Nichterreichen eine Rückbildungserscheinung darstellt und daß auch entsprechend den zwei ersten Ursegmenten dorsale Bogen vorhanden gewesen sind. Beweisen läßt es sich nicht sicher, da der nächst jüngere Embryo, Pfannenstiel III, noch keine dorsalen Bogen entwickelt hat.

Aus den dorsalen Bogen geht ventral von den Ursegmenten die erste Anlage der Aa. intercostales und lumbales hervor; ihrer Lage nach wären diese Gefäße ventrale Bogen, die ich zum Unterschied von den viscero-ventralen Bogen parieto-ventrale Bogen nenne.

Die 31 viscero-ventralen Bogen verteilen sich über den ganzen Rumpf bis zur Schwanzspitze, sie sind fast überall paarig vorhanden, aber überall bis auf das Ursprungsgebiet der A. umbilicalis ist der rechte Bogen der stärker entwickelte. Die viscero-ventralen Bogen sind im cranialen und mittleren Abschnitt sicher dysmetamer angeordnet, vom 15. Ursegment ab ist eine gewisse Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung vorhanden, doch kann man auch hier von einer strengen Metamerie nicht sprechen. Die viscero-ventralen Bogengefäße lassen sich in die in der Übersicht festgestellten drei Gruppen ordnen: die craniale Gruppe besteht aus zwei Aortenbogen; die mittlere Gruppe ist zusammengesetzt aus den Bogen 3—15 (in Fig. 7 Bogen 1—13), sie besteht aus den Vornieren-Dottersackgefäßen, die mehr kopfwärts gelegenen Bogen dieser Gruppe sind nur rudimentär angelegt, manchmal (5—7) gar nicht mehr mit der Aorta in Verbindung, die schwanzwärts gelegenen Bogen dieser Gruppe sind besser entwickelt, sie versorgen an der Vorniere vorbeiziehend den Dottersack und bilden in seiner Wand zahlreiche Äste, die wahrscheinlich alle untereinander in netzförmiger Verbindung stehen, die caudale Gruppe umfaßt die übrigen Bogen, 16—31 (in Fig. 7, Bogen 14—29), die cranialen Bogengefäße dieser Gruppe versorgen den Enddarm, um den sie weitmaschige Netze bilden, die caudalen Bogen geben der A. umbilicalis Ursprung. Fig. 8 gibt einen Längsschnitt durch den ersten Bogen der dritten Gruppe wieder. Man sieht die Paarigkeit, die stärkere Ausbildung des rechten Pärlings und das Vordringen desselben bis zur ventralen Peripherie des Darmes.

Sämtliche Bogen der caudalen und die letzten Bogen der mittleren Gruppe sind untereinander durch eine Längscommissur verbunden oder zeigen Überreste dieser Verbindung (Fig. 7). Diese Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems ist wie die Bogen selbst paarig vorhanden. Da wo das Ursprungsgebiet der A. umbilicalis beginnt, geht die Längscommissur in ein Netz über, das den dorsalen Umfang des Enddarmes umgibt (Fig. 7), die A. umbilicalis steht nicht direkt mit der Aorta in Verbindung, sondern erhält ihr Blut aus ihr durch Vermittlung dieses Netzes (Fig. 7). Durch das Netz und die Längscommissur ist das Wurzel-

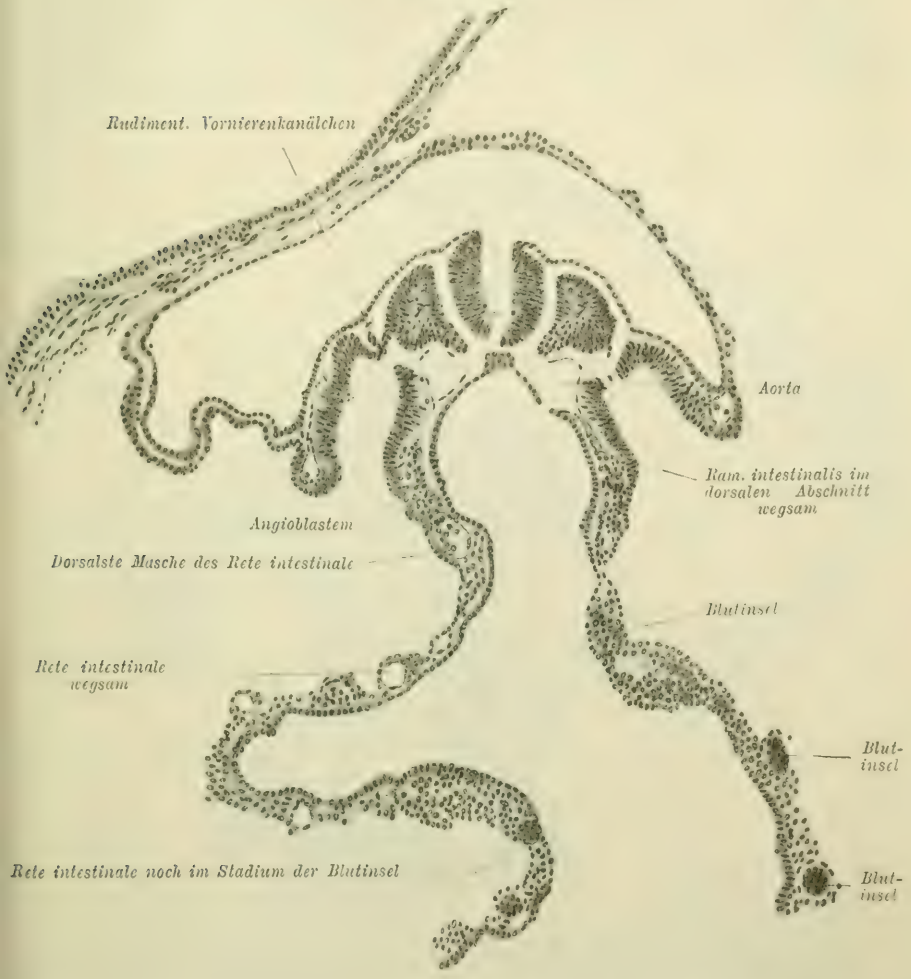
gebiet der A. umbilicalis ein sehr großes, es erstreckt sich von dem Interstitium zwischen 17. und 18. Ursegment bis zur Schwanzspitze (Fig. 7). In Fig. 9 ist ein Querschnitt des Embryo entsprechend der Linie mit *XII. 2. 6* bezeichnet, in Fig. 7 wiedergegeben. Er geht gerade durch die Schwanzkrümmung und stellt deswegen für diese Gegend einen frontalen Schnitt dar. Die Aorten sind zweimal getroffen, zwischen ihnen liegen die Querschnitte des 22.—25. Bogens. Alle Querschnitte werden durch die längs getroffenen Längscommissuren des viscero-ventralen Bogensystems verbunden.

Wenn man bedenkt, daß hinter der 4. Kiementasche — die Kiementaschen sind in Fig. 7 eingetragen, aber nicht bezeichnet — noch der 5. und 6. Aortenbogen entwickelt werden, und in der gleichen Figur die Stellung des ersten viscero-ventralen Bogengefäßes der mittleren Gruppe zur vierten Kiementasche feststellt, so darf man wohl sagen, daß die beiden Gruppen unmittelbar aneinander schließen. Dasselbe ist bei der mittleren und caudalen Gruppe der Fall, bei denen die gegenseitige Abgrenzung lediglich künstlich durch die Beziehung oder Nichtbeziehung zur Vorniere gezogen wurde. Wir können also sagen, daß bei diesem menschlichen Embryo das viscero-ventrale Bogensystem aus einer kontinuierlichen Folge von Gefäßen besteht, die an den Kiemen beginnen und bis zum caudalen Darmende reichen. Sämtliche Bogen bis zur Schwanzspitze sind noch paarig angeordnet, ebenso die Längscommissur. Wir haben damit Verhältnisse vor uns, wie sie bis jetzt ursprünglicher bei keinem andern Wirbeltier nachgewiesen worden sind. Was wir bei dem viscero-ventralen Bogengefäßsystem des Menschen vermissen, das sind die Wundernetze; das Fehlen derselben erklärt sich einmal daraus, daß die meisten von ihnen gar keine Beziehung zu den Vornierenkanälchen besitzen, und wo diese Beziehungen vorhanden sind, da wird die rudimentäre Anlage und die kurze Existenzzeit der Vorniere eine solche Ausbildung unmöglich oder unnötig machen.

Embryo Pfannenstiel III (Fig. 10—14).

Die Aorta dorsalis ist in ganzer Länge entwickelt und in ganzer Ausdehnung noch unvereinigt, ihre Wandung ist eine allseitig geschlossene, eine Lichtung ist durchgängig vorhanden. Auffallend ist, daß an einer Stelle der 1. Aortenbogen unterbrochen ist (Fig. 12 u. 13); doch berechtigt eine Verletzung des Embryo gerade an dieser Stelle zum Zweifel an der wirklichen Existenz dieser Unterbrechung.

Fig. 10.



Querschnitt durch einen menschlichen Embryo von 2,6 mm gr. L., 13—14 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel III, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. S. Objektträger, 2. Reihe 1. Schnitt. Vergr. 105/1. Der Schnitt geht durch das 7. Ursegment. Er ist ausgewählt zur Darstellung des Angioblastems, des Rete periintestinale und der Rr. intestinales. Das Entoderm, in dessen dorsale Wand noch die Chorda eingeschaltet ist, ist fast in der Mitte des Dottersackstieles getroffen. An ihm ist eine Grenze zwischen Darm-Entoderm und Dottersack-Entoderm nicht zu ziehen, dagegen läßt sich die Grenze aus den Verhältnissen des Mesoderms auch in dieser Figur bestimmen, da das embryonale Mesoderm als mehrschichtiges Cylinderepithel angeordnet, das außerembryonale Mesoderm nur locker geschichtet ist. Zwischen Splanchnopleura und dem Entoderm befindet sich das Angioblastem, aus welchem sich das Rete periintestinale entwickelt, ein Gefäßnetz, das die Seitenwand des Darmes, den Dottersackstiel und den Dottersack umspannt. Wegen der verschiedenen Struktur des Mesoderms hebt sich das Angioblastem nur im Bereiche des embryonalen Mesoderms scharf gegen die Splanchnopleura ab. Auf der rechten Seite (linke Seite der Figur) ist die dorsale Grenze des Angioblastems scharf ausgeprägt. Auf der linken Seite steht das Angioblastem mit der Aorta durch Vermittlung eines R. intestinalis in Verbindung. Der R. intestinalis ist in seinen an die Aorta angrenzenden Abschnitten hohl und kommuniziert mit ihr, in seiner größeren peripheren Strecke ist er solid. Im Angioblastem sind alle Stadien der Entwicklung des Rete periintestinale vorhanden, von der ersten Anlage der Blutinseln bis zum ausgebildeten Gefäß.

Das Hauptmerkmal für diesen Embryo ist ein zwischen Splanchnopleura und Darm gelegenes Blastem, ich will es das Angioblastem nennen. Dieses Blastem macht den Eindruck eines selbständigen Blattes, welches gegen das Entoderm scharf abgegrenzt ist; das

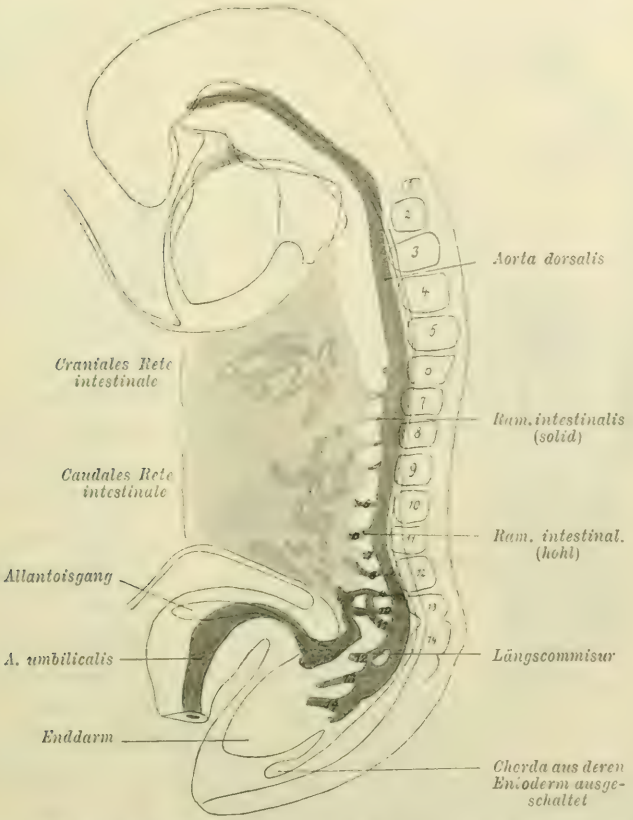
Fig. 11.

Querschnitt eines menschlichen Embryo von 2,6 mm gr. L. und 13—14 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel III, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. 10. Objektträger, 3. Reihe, 5. Schnitt. Schnitt durch das 11. Ursegment. Vergr. ca. 120 : 1. Der Schnitt zeigt auf der rechten Seite einen in ganzer Ausdehnung hohlen R. intestinalis. Wir nähern uns hier dem Gebiet der caudalen Netzgruppe des Rete periintestinale.

Verhältnis zum Mesoderm ist verschieden; im Bereich des embryonalen Mesoderms, wo die Splanchnopleura ein mehrfach geschichtetes Cylinderepithel zeigt, ist die Grenze eine ziemlich scharfe; im Bereiche des außerembryonalen Mesoderms, wo die Splanchnopleura die Dottersackhülle bildet und nicht mehr ausgesprochenen Blattcharakter besitzt, ist die Grenze ganz unscharf (Fig. 10, 11). Das Angioblastem

umhüllt den ganzen Umfang des Dottersackes (Fig. 11) und den ventralen Umfang des Darmes (Fig. 10 links) und endigt entlang der

Fig. 12.

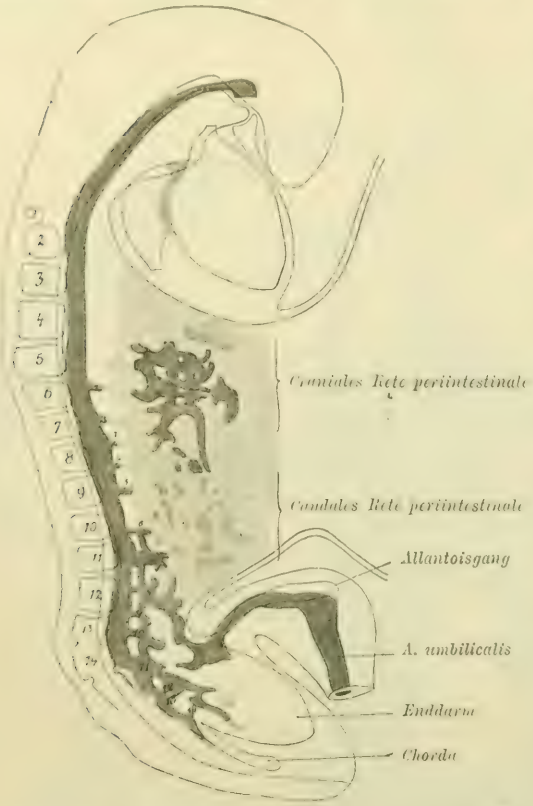


Rekonstruktion der arteriellen Gefäße eines menschlichen Embryo von 2,6 mm gr. L. und 13—14 Ursegmentpaaren. Linke Seite. Embryo Pfannenstiel III, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel † Kiel. Die Konturen des Embryo und der Ursegmente sind mit schwarzen Strichen eingetragen, die Gefäße sind grau getönt. Am Dottersackstiel ist durch den hellen Farbton das Angioblastem markiert, das ungefähr bis zur Mitte des Darmumfanges dorsalwärts reicht. Die Grenzkontur des Angioblastems verläuft ziemlich geradlinig. Im Angioblastem ist durch Strichelung das Rete periintestinale des Dottersackstieles markiert; es zerfällt in zwei Abschnitte, einen cranialen und einen caudalen. An seiner dorsalen Grenze steht das Angioblastem durch Rr. intestinales mit der Aorta in Verbindung. Diese Rami sind teils dunkel, teils hell gehalten; der dunkle Ton soll ausdrücken, daß das Gefäß voll entwickelt ist, der helle Ton bedeutet, daß das Gefäß noch solid ist. Caudalwärts geht das Angioblastem in das Rete periintestinale des Enddarms über. Die A. umbilicalis steht mit der caudalen Netzgruppe des Rete periintestinale des Dottersackstieles in Verbindung. Die Verbindung mit dem Rete periintestinale des Enddarmes beginnt sich gerade herzustellen.

Mittellinie des letzteren mit fast geradliniger Kontur (Fig. 12 u. 13). Das Angioblastem besteht aus locker zusammengefügten Zellen, zwischen denen Blutinseln in allen Stadien der Entwicklung eingeschaltet sind (Fig. 10 u. 11). Die jüngsten Blutinseln bestehen aus

dicht aneinandergedrängten großen Zellen; der Kern derselben ist rund, homogen und dunkel färbbar, das Protoplasma enthält Hämoglobin. Die dichte Lagerung der Zellen, die dunkle Färbung der Kerne und der leuchtende Farbton des Protoplasmas heben die Blutinseln scharf von ihrer Umgebung ab, schärfer als die schwarz gehaltene Fig. 10 es wiedergeben kann. Ältere Blutinseln zeigen einen lockeren Bau, zwischen den einzelnen Zellen sind Spalträume vorhanden, aber irgendeine Gefäßwandbildung ist nicht nachzuweisen; die äußersten Zellen zeigen Ähnlichkeit mit einem niedrig-kubischen Epithel, dessen einzelne Elemente durch breite Intercellularlücken getrennt sind. Ausgebildete Blutinseln zeigen ein typisches Gefäßepithel, die Lichtung mit vereinzelten hämoglobinhaltigen Blutkörperchen angefüllt oder leer. Die Entwicklungsstadien der Blutinseln finden sich über die ganze Dottersackwand verteilt, doch läßt sich insofern eine bestimmte Anordnung erkennen, als die jüngsten Stadien sich mehr an der ventralen Peripherie des Dottersackes, die ältesten Stadien mehr am Dottersackstiel und der Darmwand finden.

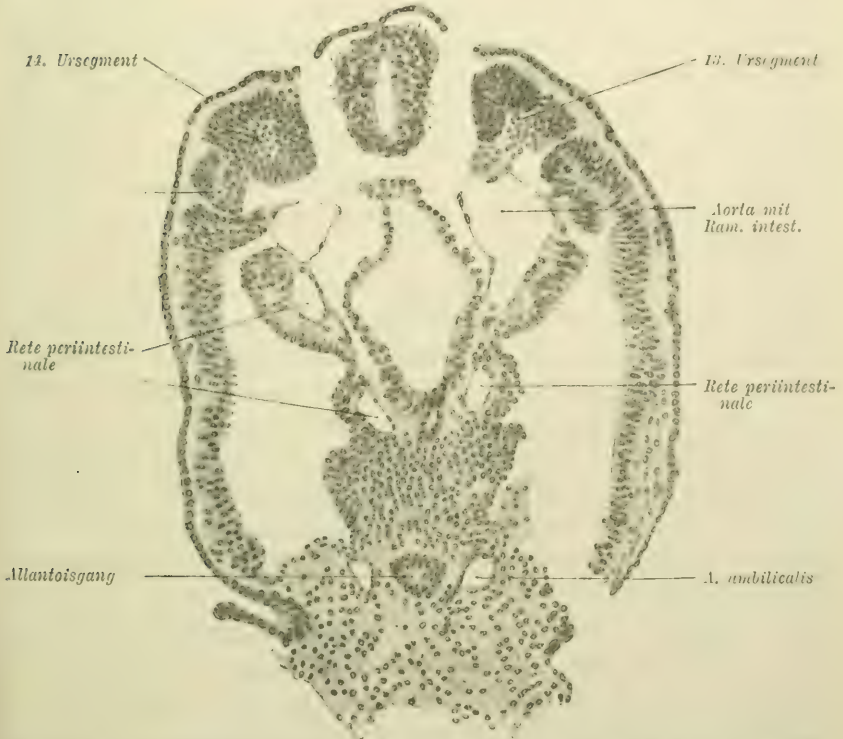
Fig. 13.



Rekonstruktion der arteriellen Gefäße eines menschlichen Embryo von 2,6 mm gr. L. und 13—14 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel III, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. Rechte Seite. Die Konturen des Embryo und die der Ursegmente sind in Linien ausgezogen, das Gefäßsystem ist in Tönen dargestellt. Wir haben wieder zu unterscheiden das im hellen Farbton gehaltene Angioblastem, in dem das Rete periintestinale sich entwickelt. Das craniale Netz des Rete periintestinale ist voll ausgebildet, das caudale Netz ist erst in der Entwicklung begriffen. Auch hier steht das Angioblastem durch Rr. intestinales mit der Aorta in Verbindung; soweit die Verbindungsbrücken solid sind, sind sie hell, soweit sie hohl sind, in der Farbe dunkel gehalten. Die A. umbilicalis entspringt hier bereits aus dem Rete periintestinale des Enddarms in der Höhe des 12. Ursegmentes, man sieht aber, wie bereits neue Ursprungswurzeln in der Anlage begriffen sind.

Rekonstruiert man das Angioblastem mit seinen Blutinseln, wie das in Fig. 12 u. 13 für die Gefäßinseln am Dottersackstiel und der Darmwand geschehen ist, so sieht man, daß das Angioblastem auf einen mittleren Streifen des Darmes beschränkt ist, die vordere Grenze liegt ungefähr in der Höhe des 4. Ursegmentes, craniale und caudale Darmbucht werden von keinem Blastem umhüllt. Um die Wand der

Fig. 14.



Querschnitt eines menschlichen Embryo von 2,6 mm gr. L. und 13—14 Ursegmentpaaren in der Höhe des 14. resp. 13. Ursegmentes. Embryo Pfannenstiel III, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. 12. Objektträger, 1. Reihe, 5. Schnitt. Vergr. 180 : 1. Der Schnitt geht rechts (linke Seite der Figur) durch die sich anlegende craniale Wand des 14. Ursegmentes, links durch die caudale Wand des 13. Ursegmentes. Der Schnitt zeigt das ausgebildete Rete periintestinale zu beiden Seiten des Enddarmes. Die beiden Aa. umbilicales nähern sich dem Rete. Zwischen Aorta und Rete ist rechts ein breiter R. intestinalis getroffen.

cranialen Darmbucht legen sich später die Aortenbogen an, die wahrscheinlich keine Beziehung zum Angioblastem besitzen. Die Wand der caudalen Darmbucht wird von einem Gefäßnetz umgeben, auf das ich bei Besprechung der Verhältnisse der A. umbilicalis zurückkommen werde. In dem Angioblastem bilden die Blutinseln ein Netz (Rete periintestinale), in dem sich wieder auf beiden Seiten des Embryo eine craniale und caudale Gruppe unter-

scheiden lassen Fig. 12 u. 13). Der verschiedene Entwicklungszustand der Netze ist auch in der Rekonstruktion ausgedrückt. Voll ausgebildete Netze mit deutlichem Gefäßepithel und Lichtung sind im vollen Farbton gehalten, solide Gefäßinseln und ausgehöhlte Gefäßinseln mit noch unausgebildeter Wand sind durch Strichelung dargestellt. Die craniale Netzgruppe liegt im Bereiche des 5.—8. Ursegments, die caudale Netzgruppe beginnt im 10. Ursegment und hängt an ihrem caudalen Ende mit dem Rete periintestinale des Enddarmes zusammen. Beide Netzgruppen kommen mit großen Gefäßen in Verbindung, die craniale mit der V. omphalo-mesenterica, die caudale mit der A. umbilicalis. Diese Beziehungen erklären ohne weiteres die Scheidung des Rete periintestinale in die beiden Gruppen, die Verbindung beider Gruppen untereinander findet durch den Teil des Rete periintestinale statt, welcher den Dottersack umspinnt.

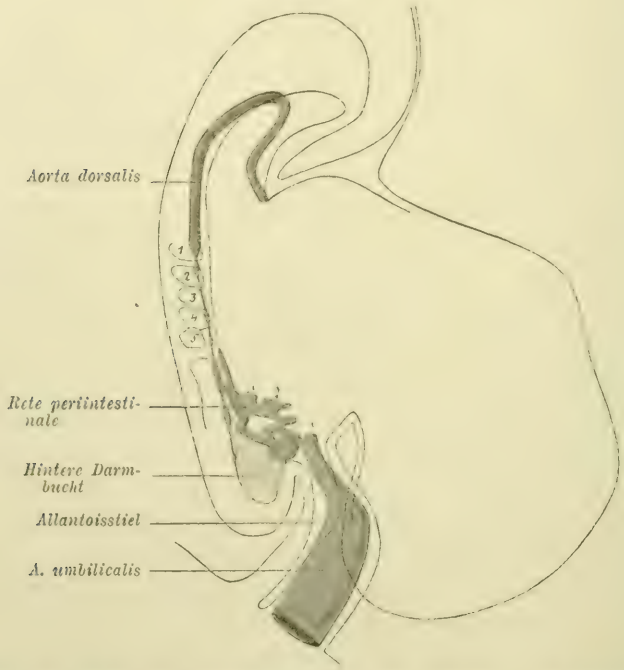
Das Angioblastem steht durch eine Reihe von Verbindungsbrücken, Rr. intestinales, mit der Aorta in Zusammenhang. Diese Rami sind nur am caudalen Umfang des Dottersackstieles so gestellt, daß sie mit dem Rete periintestinale in Verbindung kommen, in den übrigen Abschnitten des Dottersackstieles wird durch sie nur das Angioblastem ohne Rücksicht auf die in ihm enthaltenen Blutnetze der Aorta angeschlossen (Fig. 10 rechte Seite). Die Rr. intestinales sind nicht streng paarig und nicht segmental angeordnet, ihre Zahl beträgt rechts (Fig. 13) wie links (Fig. 12) 14, von diesen kommen rechts 11 auf 9 Segmente (1—11 auf 6.—14., links 12 auf 8 Segmente (1—12 auf 7.—14.). Sämtliche Rami sind an der Verbindungsstelle mit der Aorta hohl, die Rami 1—4 rechts und links sind in ihrem weiteren Verlaufe solid, bestehen sogar manchmal nur aus einer Reihe von Zellen (Fig. 10 rechts), außerdem stehen sie nur mit dem Angioblastem in Verbindung, die Rr. intestinales 5—6 rechts und 5—7 links sind in ihrem ganzen Verlauf hohl, sind aber gleichfalls nur dem Angioblastem angeschlossen, die Rami 7—14 rechts, 8—14 links sind hohl und ihre Lichtung steht mit der caudalen Netzgruppe des Rete periintestinale und dem Rete periintestinale des Enddarms in Zusammenhang (Fig. 11 links, Fig. 12 u. 13). Das craniale Netz des Rete periintestinale des Dottersackes, welches ungefähr in gleicher Höhe mit den am weitesten cranial gelegenen Rr. intestinales liegt, ist also nur in solider, nicht offener Verbindung mit der Aorta, das findet seine Erklärung in der Tatsache, die wir bereits oben erwähnt haben, daß die craniale

Netzgruppe mit der V. omphalo-mesenterica in Verbindung tritt. Der Anschluß an das Venensystem führt zur Nichtaushöhlung oder Obliteration der Rr. intestinales und damit zu ihrer Ablösung vom Arteriensystem.

Die Aa. umbilicales stehen rechts und links mit der caudalen Netzgruppe des Rete periintestinale des Dottersackes und dem Rete periintestinale des Enddarmes und durch beide mit der Aorta in Verbindung. Das caudale Rete des Enddarmes bildet ein weites und weitmaschiges Geflecht, aus dem sich — man betrachte namentlich Fig. 13 — schon die Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems herauszudifferenzieren beginnt. Die A. umbilicalis ist beiderseits S-förmig gekrümmt (Fig. 12 u. 13); der größere untere und distale Bogen des S ist ohne Verbindung, der kleinere und proximale Bogen steht rechts durch den 8. R. intestinalis in der Höhe des 12. Ursegmentes, links durch 9.—11. Rr. intestinales in der Höhe des 13. Ursegmentes mit der Aorta in Verbindung. Fig. 12 sowohl wie auch Fig. 13 zeigen aber schon, daß rechts die Verbindung mit den Rr. intestinales 9—11, links mit den Rr. intestinales 12—14 vorbereitet wird. Ist diese Verbindung hergestellt, dann erscheint der obere und proximale Bogen der A. umbilicalis nicht als Bestandteil dieser Arterie, sondern als Bestandteil des Rete periintestinale. Vergleicht man den Ursprung der A. umbilicalis in der Fig. 7 mit dem Ursprung in der Fig. 12, so fällt sofort die Abwanderung der A. umbilicalis ins Auge. Während diese Arterie beim Embryo Pfannenstiel III in der Höhe des 11. und 12. Ursegmentes rechts und 12.—13. Ursegmentes links entspringt, ist der Ursprung bei Embryo Rob. Meyer 300 auf die Höhe des 18. Ursegmentes bis zum unsegmentierten Mesoderm herabgesunken. Wie die Abwanderung vor sich geht, dafür sind Fig. 12 u. 13 Zeugen. Die A. umbilicalis steht zunächst nur mit dem Rete in Verbindung und durch dieses mit der Aorta. Je mehr der Embryo wächst, je mehr Ursegmente den vorhandenen angegliedert werden, um so weiter erstreckt sich auch das Rete, und mit Hilfe dieses Rete kommt die A. umbilicalis mit immer weiter caudal gelegenen Abschnitten der Aorta in Zusammenhang, die neu gewonnenen Verbindungen bilden sich stärker aus, die alten lösen sich durch Obliteration der ihnen entsprechenden Retepartien von der Aorta ab. Aber nur das Rete — das zeigt der Vergleich von Fig. 7 u. 12 — geht zugrunde, die Rr. intestinales bleiben erhalten; die Teile der Längscommissur, die Fig. 7 noch im Bereiche der Rami 12—18 zeigt, sind nichts

andres als Rete-Reste. Die Verbindung der A. umbilicalis mit dem Rete gibt der ersteren erst den Anschluß an die Aorta, deswegen sehen wir das Rete immer nur da stark und gut ausgebildet, wo es diesen Anschluß zu vermitteln hat. Fig. 14 stellt einen Querschnitt durch das Rete periintestinale des Enddarmes dar. Man sieht das Rete voll entwickelt, um die Gefäßlichtung herum aber noch lockere Zellen, den letzten Rest des Angioblastems. Sobald also das Rete

Fig. 15.



Rekonstruktion der Gefäße eines menschlichen Embryo von 1,38 mm gr. L. (Bestimmung aus der Serie) und 5—6 Ursegmentpaaren, von der rechten Seite gesehen. Die Aorta ist bis zu dem ersten Rumpfsegment als kontinuierliches Rohr vorhanden, von da ab bis zum hinteren Körperende ist sie im statu nascendi. In dieser Strecke erscheint sie bald als Rohr, bald nur aus einer oder mehreren ohne Zusammenhang gelagerten Zellen gebildet. Auf dem Dottersack an der Übergangsstelle zur hinteren Darmbucht ist ein Rete periintestinale entwickelt, mit dem die A. umbilicalis in Verbindung steht. Um den Enddarm herum ist ein Angioblastem vorhanden, mit dem sowohl die Aorta als das Rete periintestinale in Verbindung stehen.

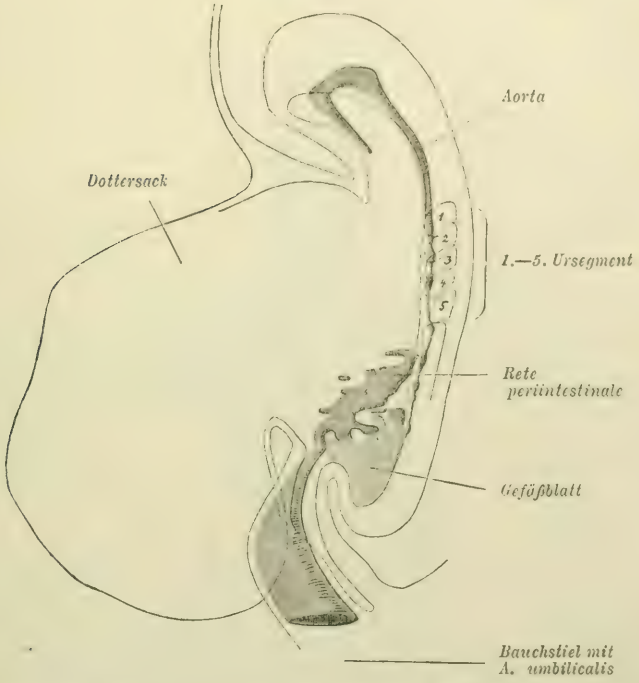
ausgebildet ist, verschwindet das Angioblastem in dem sich allmählich entwickelnden Mesenchym; außerdem zeigt diese Figur, wie nahe bereits die Aa. umbilicales dem Rete gekommen sind.

Embryo Pfannenstiel-Krömer, Fig. 15—20.

Der Embryo ist in der Ansicht von rechts und links und von oben rekonstruiert (Fig. 15, 16, 17). Die Aorta ist in ganzer Länge

paarig, sie steht durch einen Aortenbogen mit dem Truncus arteriosus in Zusammenhang. Sie ist beiderseits bis in die Höhe des ersten Ursegmentes ein vollkommen entwickeltes Gefäß mit deutlicher Lichtung und deutlicher Wandung. Von da ab ist die Aorta bis zum Beginn der hinteren Darmbucht in der ersten Anlage begriffen; Stellen, wo sie ein gut entwickeltes hohles Gefäß darstellt (Fig. 18 u. 19), wechseln ab mit Stellen, wo sie entweder gar nicht vorhanden

Fig. 16.



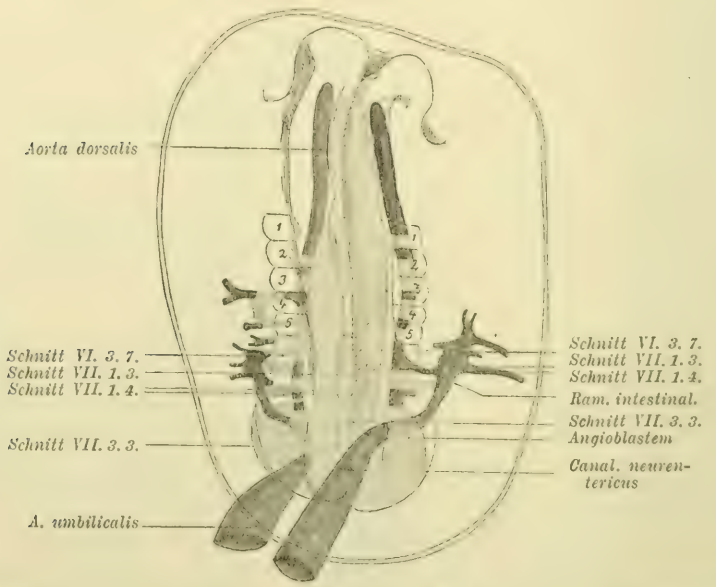
Derselbe Embryo wie Fig. 15, von der linken Seite gesehen. Dieselbe Erklärung wie bei Fig. 15.

ist oder nur durch eine oder mehrere Zellen, die aber kein geschlossenes Rohr bilden, angedeutet wird.

In den Rekonstruktionsfiguren ist die Aorta, soweit sie ein geschlossenes Rohr bildet, mit dunklem Farbton, wo sie nur durch einzelne Zellen repräsentiert wird, gestrichelt dargestellt (Fig. 17). Man sieht in Fig. 17, daß die dunklen und die gestrichelten Stellen nicht gleichmäßig links und rechts angeordnet sind und daß sie keinen segmentalen Charakter tragen. In der Ansicht von der Seite, Fig. 15 u. 16, erscheint der hintere Abschnitt der Aorta wie eine Perlenschnur mit weit auseinander stehenden Perlen. Diese

Befunde beweisen zunächst, daß die Aorta in loco entsteht. Das Rete periintestinale ist nur im hinteren Teil des Darmes vorhanden, seine Lage ist gerade vor dem Gebiet der hinteren Darmbucht; um letztere selbst ist wie eine Hülle ein Angioblastem entwickelt; Netz und Angioblastem sind in den Fig. 15—17 dargestellt, das Angioblastem in der Fig. 15 u. 16 mit hellgrauer Farbe, in Fig. 17 gestrichelt. Fig. 20 zeigt das Angioblastem auf dem Querschnitt; die Stelle, welcher der Schnitt entnommen ist, bezeichnet in Fig. 7 der

Fig. 17.

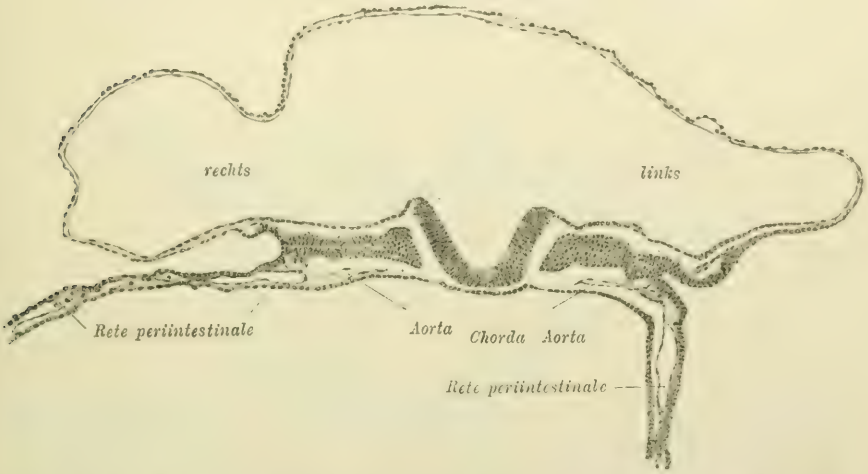


Gefäß-Rekonstruktion eines menschlichen Embryo von 1,38 mm gr. L. und 5—6 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel-Krömer, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. Ansicht von oben. Man sieht, daß das Rete periintestinale mit der rechten Aorta durch einen hohlen R. intestinalis in Verbindung steht, während auf der linken Seite eine solche Verbindung noch nicht vorhanden ist. Soweit die Gefäße mit deutlicher Lichtung und deutlicher Wand vorhanden sind, sind sie in dunklem Farbton dargestellt, die in der Entwicklung begriffenen Gefäße und das Angioblastem sind gestrichelt.

Strich mit »VII, 3, 3«; die Querschnitte laufen in schiefer Richtung durch den Embryo, deswegen die verschiedene Stellung des Striches rechts und links. Das Entoderm hat sich während der Fixierung etwas gefaltet, es liegt deshalb der Splanchnopleura und ihren Derivaten nicht unmittelbar an; das hat sich für unsre Zwecke als günstig erwiesen. Das embryonale Mesoderm ist solid, der Schnitt trifft die noch unsegmentierte Region, man sieht keine Grenze zwischen Ursegmentplatte und Seitenplatte; das außerembryonale Mesoderm ist durch das Exocölom gespalten, die Splanchnopleura

desselben bildet eine geschlossene Masse. Zwischen diesem und dem Entoderm ist gleichsam ein 5. Keimblatt eingeschaltet, das auf der rechten Seite vollständig vom Mesoderm getrennt ist, auf der linken Seite mit ihm durch zahlreiche Brücken zusammenhängt. Das Blatt besteht auf der rechten Seite nur aus einer Reihe von Zellen, auf der linken meist auch aus einer Reihe, nur da wo die Verbindungsbrücken, von der Splanchnopleura kommend, sich ansetzen, und da, wo die A. umbilicalis liegt, sind mehrere Reihen vorhanden. Dieses 5. Keimblatt stellt das Angioblastem dieses

Fig. 18.

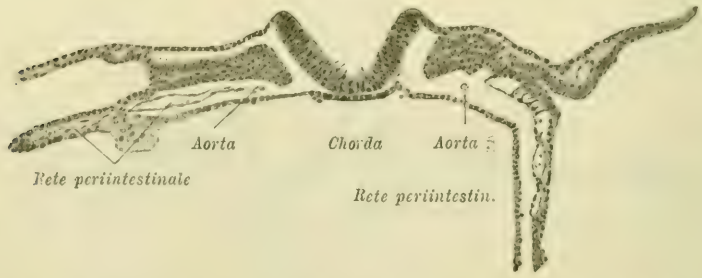


Querschnitt eines menschlichen Embryo von 1,38 mm gr. L.' (Serienbestimmung) und 5—6 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel-Krömer, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. 7. Objektträger, 1. Reihe, 3. Schnitt. Der Schnitt geht beiderseits durch die Ursegmentplatte, er zeigt die rechte und linke Aorta voll entwickelt und das Rete periintestinale. Vergrößerung ca. 120 : 1.

Embryo dar. Es beginnt an der ventralen Peripherie des Dottersackes, mit *D* bezeichnet, und endigt etwas ventral von der Ursegmentplatte. Die linke Seite (rechts in der Fig. 20) ist weiter caudal getroffen als die rechte; verfolgt man die linke cranialwärts weiter, so treten genau dieselben Verbindungsstränge auf wie rechts, es stellen also die beiden Seiten der Fig. 20 zwei verschiedene Entwicklungszustände des Angioblastems dar. Auf der linken Seite der Fig. 20 ist die A. umbilicalis zweimal getroffen; sie ist hier auf dem Wege zum Rete periintestinale, das sie weiter cranial erreicht. Die Umbilicalis zeigt schon vollständig geschlossene Wandung und setzt sich deswegen ziemlich scharf gegen das allmählich sich entwickelnde Rete periintestinale ab; die Räume nämlich, welche durch

die Verbindungsstränge zwischen Mesoderm und Angioblastem abgegrenzt werden, stellen nichts andres dar als die erste Anlage des Rete, sie gehen auch cranialwärts ganz allmählich in dasselbe über (Fig. 16). Die am weitesten dorsal gelegenen Abschnitte des Angioblastems stehen mit dem Mesoderm nicht durch Stränge in Verbindung (Fig. 20, 19, 18), das weist dieser Strecke des Angioblastems von Anfang an eine besondere Stellung zu: sie nimmt diese Stellung auch in der Tat ein, denn aus ihr entwickelt sich die Aorta. Verfolgt man sie in der Serie cranialwärts, so löst sie sich bald von dem übrigen Angioblastem bzw. von dem aus ihm hervorgegangenen Rete ab und geht in die Aorta über. Ich habe deswegen in Fig. 15 u. 16 beide Aorten in das Angioblastem auslaufen lassen.

Fig. 19.



Querschnitt eines menschlichen Embryo von 1,38 mm gr. L. (Serienbestimmung) und 5—6 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel-Krömer, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. 7. Objektträger, 1. Reihe, 4. Schnitt. Vergr. 120 : 1. Der Schnitt folgt in der Serie unmittelbar dem der Fig. 18. Er zeigt die einzig wegsame Verbindung, welche in diesem Embryo zwischen Aorta dextra (auf der Fig. links) und Rete periintestinale besteht.

Das Rete periintestinale ist in den Fig. 18 u. 19, die unmittelbar einander folgenden Schnitten nachgebildet sind, zu sehen. Es ist mächtig ausgebildet, wie auch die Fig. 15 u. 16 zeigen, und hat folgende Verbindungen: Die caudale Verbindung mit dem Angioblastem haben wir bereits erwähnt; cranialwärts öffnen sich seine Gefäße teilweise frei in die primäre Leibeshöhle, teils stehen sie mit dem Netz auf dem Dottersack, das in den Fig. 15 u. 16 nicht dargestellt ist, in Verbindung; ventralwärts hängt es mit der A. umbilicalis zusammen, die Verbindung ist rechts (Fig. 15 u. 17 vollständig fertig, links (Fig. 16 u. 17) ist sie an einer Stelle noch unterbrochen; dorsalwärts steht nur das rechte Rete in der Höhe des zukünftigen 7. Ursegmentes mit der sich entwickelnden Aorta in offener Verbindung (Fig. 15, 17, 18), zwischen dem linken Rete und der Aorta finden sich dagegen zahlreiche Zellketten ausgespannt

(Fig. 17, 18). Demnach steht die linke A. umbilicalis nur mit dem Rete, aber nicht mit der Aorta, die rechte Umbilicalis mit beiden in Verbindung. Auch bei diesem Embryo zeigt sich, daß die Verbindung mit der A. umbilicalis die volle Ausbildung des betreffenden Reteabschnittes bedingt. Innerhalb des Bauchstieles sind die beiden

Fig. 20.

A. umbilicalis-Einmündung in das Rete periintest.

Querschnitt eines menschlichen Embryo von 1,38 mm gr. L. und 5—6 Ursegmentpaaren. Embryo Pfannenstiel-Krömer, Sammlung Geheimrat Prof. Pfannenstiel †, Kiel. 7. Objektträger, 3. Reihe, 3. Schnitt. Vergr. ca. 120 : 1. Der Schnitt geht durch den Enddarm. Infolge einer Schrumpfung hat sich das Entoderm vom Mesoderm abgehoben und stark gefaltet. Dadurch tritt die Gefäßbildung, wie sie in diesem Falle von der gesamten Splanchnopleura ausgeht, deutlich hervor. Es erfolgt gleichsam eine Delamination der Splanchnopleura des Mesoderms und dadurch die Bildung eines geschlossenen Gefäßblattes. Dasselbe steht teils durch Zellausläufer, teils durch ganze Zellgruppen mit der Splanchnopleura in Verbindung. Durch diese Verbindung wird der Raum zwischen Mesoderm und Gefäßblatt in einzelne Fächer zerlegt, die sich durch ihren Gehalt an Blutkörperchen als künftige Gefäße zu erkennen geben.

Umbilicales ungeheuer weit (Fig. 17), erst beim Eintritt in die ventrale Wand des Embryo fallen beide Gefäße plötzlich zusammen und sind nur noch mit größter Mühe zu verfolgen. Es mag diese Erscheinung auf eine Schrumpfung des Embryo während der Fixation zurückzuführen sein. Infolge der Schrumpfung des Embryo werden alle Gefäße innerhalb desselben verengt und ihr Inhalt nach außen getrieben, also in die Aa. umbilicales.

Ergebnisse.

Nachdem wir die Rumpfgefäße der einzelnen Embryonen im Detail dargestellt haben, wollen wir versuchen, die bei ihnen gewonnenen Ergebnisse zusammenzufassen.

Die Rumpfgefäße des menschlichen Embryo lassen sich auf folgendes Grundschema zurückführen: Von einem Längsgefäß, Aorta dorsalis, zwischen Darm und Medullarrohr gelegen, gehen paarig angeordnete Bogengefäße aus, ein Bogenpaar umkreist das Medullarrohr, dorsales Bogensystem, ein zweites Bogenpaar umkreist den Darm, viscero-ventrales Bogensystem, und endlich ein drittes Paar umkreist die Leibeshöhle, parieto-ventrales Bogensystem. Alle 3 Systeme sind bereits von Mackey (89) theoretisch aufgestellt worden. Das viscero-ventrale Bogenpaar steht sicher mit einem Längsgefäß in Verbindung, das dem ventralen Umfang des Darmrohres entlang zieht und sich in drei Teile gliedert, die von hinten nach vorn aufgezählt als V. subintestinalis (bzw. Rete periintestinale), Herz, Aorta ascendens zu bezeichnen wären. Es ist möglich, daß auch das parieto-ventrale Bogenpaar dieses ventrale Längsgefäß erreicht. Die dorsalen Bogen sind wahrscheinlich überall segmental angeordnet, vom 4. Ursegment ab sicher. Sie setzen in ihrer Gesamtheit das dorsale Bogensystem zusammen. Sie werden an ihren Enden durch Anastomosen verbunden, welche in ihrer Gesamtheit jederseits ein Längsgefäß (Fig. 7), die Längscommissur des dorsalen Bogensystems, bilden. Welche Arterien bei den Erwachsenen die dorsalen Bogengefäße repräsentieren, ist noch nicht festgestellt, ebensowenig die Bedeutung ihrer Längscommissur.

Das viscero-ventrale Bogensystem wird repräsentiert durch die Aortenbogen, die Vornieren-Darm-Dottersack-Arterien und die Dottersack-Darmarterien. Es ist von Anfang an paarig, aber nicht metamer angelegt. Auch dieses Bogensystem besitzt eine paarige Längscommissur, die einen besondern gleich zu besprechenden Entwicklungsgang besitzt.

Das parieto-ventrale Bogensystem wird in der Brust- und Lendengegend durch die Aa. intercostales und lumbales gebildet. Eine Längscommissur ist bei ihnen nicht bekannt, doch sprechen Varietätenbildungen im Bereiche sowohl der Intercostales als Lumbales und die Existenz einer Mammaria interna und einer Mammaria lateralis für eine solche, und zwar in der Mehrzahl auf jeder Seite.

Eine vierte Gruppe von hintereinander angeordneten Gefäßen

wird durch die Urnierenarterien gebildet. Sie stellen kein Bogensystem dar, nehmen aber insofern eine besondere Stellung ein, als sie direkt aus der Aorta entspringen (s. meine Darstellung der Urnierengefäße in Keibels Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen). Die Urnierenarterien liefern im Erwachsenen vielleicht die Bronchiales post., sicher die Phrenicae, die Suprarenales, die Renales, die Spermaticae internae und endlich die Gefäße zu den Lymphdrüsen und sympathischen Ganglien der Lumbalgegend. Von den drei Bogensystemen repräsentieren nur das viscero-ventrale Bogensystem, Aorta dorsalis, und das ventrale Längsgefäß ein ursprüngliches System. Das dorsale entsteht sekundär durch Ausstülpung aus der Aorta, das pariето-ventrale tertiär durch Ausstülpung aus dem dorsalen Bogensystem.

Aorta und viscero-ventrales Bogensystem mit Ausnahme der von den Aortenbogen dargestellten cranialen Gruppe entstehen aus ein und demselben Gefäßblatt. Die Entstehung des ventralen Längsgefäßes ist zu einem Teil (Vena subintestinalis im engeren Sinne und Rete periintestinale) sicher auf dieses Gefäßblatt zurückzuführen, zum andern Teil ist seine Entwicklung unbekannt. Die Entstehung der Aortenbogen ist in dieser Hinsicht noch nicht genügend untersucht.

Das Gefäßblatt ist eine Abspaltung von der Splanchnopleura des Mesoderms, welche über dem ganzen Darm und Dottersack mit Ausnahme der vorderen Darmbucht eintritt. Aus dem Gefäßblatt gehen drei Gebilde hervor: das ventral gelegene Rete periintestinale, die dorsalen Aorten und die zwischen beiden gelegenen Rr. intestinales. Das Rete periintestinale ist ein Gefäßnetz, welches die Oberfläche des Dottersackes und die des Enddarmes überzieht, es steht durch die Rr. intestinales mit den dorsalen Aorten in Verbindung, später erwirbt es neue Verbindungen sowohl nach der venösen Seite (Vv. omphalo-mesentericae) als nach der arteriellen Seite (Aa. umbilicales). Die Rr. intestinales sind wahrscheinlich paarig angeordnet, segmental wohl kaum; sie werden über den ganzen Rumpf entwickelt, sicher sind sie in der Zahl von 29 nachgewiesen, es ist aber wohl möglich, daß sie noch zahlreicher sind.

Rete periintestinale, Rr. intestinales und die dorsalen Aorten stellen einen Blutgefäßring um den Darm dar, welcher mit dem Darmblutsinus der Wirbellosen (Lang 1903) verglichen werden kann. Die Möglichkeit eines solchen Vergleiches unterstützt unsre Behauptung, daß das viscero-ventrale Bogensystem ein primäres, das

dorsale und parieto-ventrale Bogensystem sekundäre Bogensysteme repräsentieren.

Aus dem Rete periintestinale kann sich bei seiner Rückbildung die Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems ausbilden. Die Existenz einer solchen Längscommissur macht das periphere Gebiet der Rr. intestinales, dessen Entstehung ob durch Auswachsen der Rr. intestinales, ob aus dem Rete nicht bekannt ist, unabhängig von dem Wurzelgebiet, daher die Möglichkeit, daß alle Rr. intestinales bis auf drei zurückgebildet werden, aus denen A. coeliaca, mesenterica sup. und mesenterica inf. entstehen. Die Mehrzahl der Rr. intestinales und die Existenz einer Längscommissur erklären spielend alle Varietäten, die im erwachsenen Zustande vorkommen.

Die Unpaarigkeit der Darmarterien kann ich mit Bestimmtheit nicht erklären, soweit meine Beobachtungen einen Schluß gestatten, möchte ich mich für das Zugrundegehen des einen Pärlings, und zwar des linken aussprechen. Ich habe wiederholt die Coeliaca zu einer Zeit, wo sie schon vollkommen den erwachsenen Zustand aufweisen sollte, paarig angetroffen. Es war dann der rechte Pärling als typische Coeliaca neben einem schwachen linken vorhanden. Für die Bevorzugung des rechten Pärlings spricht auch, daß er von Anbeginn an der stärkere ist. Daß Bilder zur Beobachtung kommen, die für eine Vereinigung der beiden Pärlinge wenigstens im Wurzelgebiet sprechen, weiß ich sehr wohl. Immer aber, wo ich diese Bilder antraf, konnte ich nachweisen, daß die ventrale Aortenwand samt den von ihr entspringenden Rami intestinales firstartig ausgebuchtet wurde.

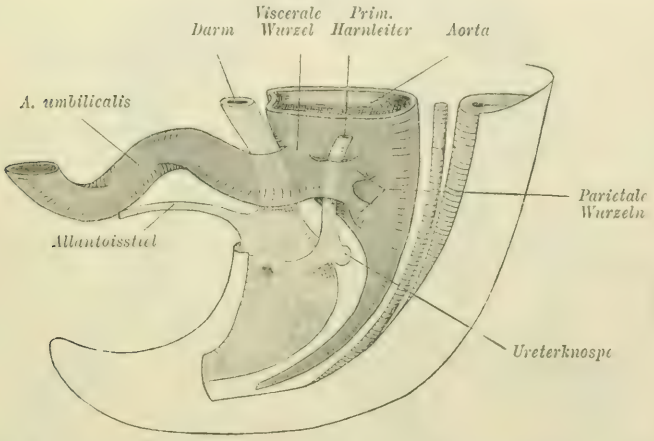
Die große Zahl der Rr. intestinales und ihre Verteilung über die ganze Länge des Darmes macht eine große Variabilität des Ursprungs der drei Arterien der Erwachsenen möglich. Die verschiedene Ursprungshöhe der Coeliaca und der beiden Mesentericae, wie wir sie bei Embryonen, Kindern und Erwachsenen kennen, braucht ihren Grund nicht in einer Verschiebung des Ursprungs zu haben, sondern kann ebensogut — und vielleicht besser — ihre Erklärung in der Erhaltung eines andern R. intestinalis finden. Die Art und Weise, wie eine solche Verschiebung einer Darmarterie eintreten könnte, ist wohl von Broman (07) sehr eingehend erörtert worden, gesehen hat sie aber weder er noch irgend ein andrer.

Die viscero-ventralen Bogen lassen sich nach ihren Beziehungen zu andern Organen in die oben in der Übersicht aufgestellten 3 Gruppen trennen. Die craniale Gruppe liefert die Aortenbogen,

die mittlere die Vornieren-Darm-Dottersackarterien, die caudale die Dottersack-Darmarterien. Alle zu den 3 Gruppen gehörenden Gefäße werden paarig angelegt, die Paarigkeit bleibt bei den Gefäßen der ersten Gruppe erhalten, die Gefäße der mittleren Gruppe verschwinden, aus den Gefäßen der dritten Gruppe gehen die unpaaren (ganz selten paarigen) Darmarterien hervor.

Die A. umbilicalis steht von Anfang an mit dem Rete in Zusammenhang und kommt erst durch dieses mit der Aorta in offene Verbindung. Die erste offene Verbindung mit der Aorta liegt in der Höhe des 7. Ursegmentes, also des späteren 4. Cervicalsegmentes.

Fig. 21.

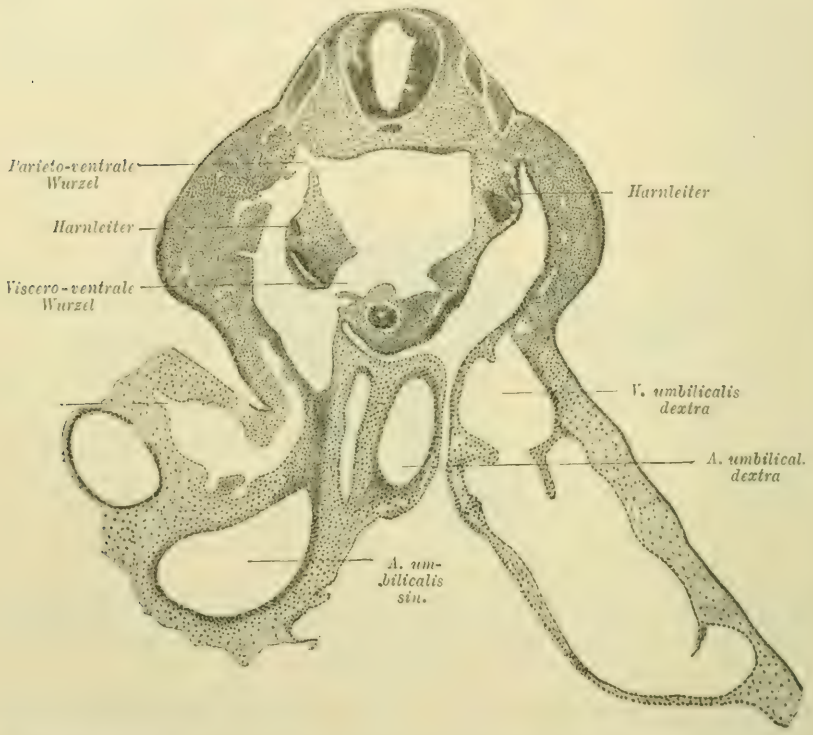


Rekonstruktion der A. umbilicalis eines menschlichen Embryo von 5,3 mm gr. L., 4,6 NS, 36 Ursegmentpaaren. Embryo 1420, Sammlung Prof. Keibel, Freiburg i. Br. Die A. umbilicalis entspringt mit drei Wurzeln aus der Aorta, mit einer visceralen und zwei parietalen; zwischen den Wurzeln liegt der primäre Harnleiter.

Von dieser Höhe wandern die Aa. umbilicales allmählich caudalwärts, indem sie das Rete periintestinale gleichsam als eine Leiter benutzen, an der sie hinabklettern; die Stelle des Rete periintestinale, welche jeweilen die Verbindung zwischen Umbilicalis und Aorta zu vermitteln hat, ist stark ausgebildet. Wird caudalwärts mit dem Wachstum des Embryo eine neue Verbindung hergestellt, so obliteriert von der alten Verbindung nur das Rete periintestinale, die Rr. intestinales bleiben erhalten. Diese Tatsache ist nicht unwichtig, Broman (07) nimmt an, daß bei dem von ihm theoretisch postulierten Abwandern der Darmarterien ein Zugrundegehen der nicht mehr benutzten höher gelegenen Wurzeln einträte. Hier haben wir ein bewiesenes Absteigen einer Arterie entlang der Aorta, ohne daß die

nicht mehr benutzten Wurzeln zerstört werden. Die Wurzeln der A. umbilicalis aus dem viscero-ventralen Bogensystem bezeichne ich als die visceralen Wurzeln der A. umbilicalis. Von diesen visceralen Wurzeln bleiben keine erhalten, die A. umbilicalis tritt, an ihrem definitiven Ort im Embryo angelangt, mit dem parieto-ventralen Gefäßsystem in Verbindung, und zwar gleichfalls durch mehrere Wurzeln,

Fig. 22.



Querschnitt eines menschlichen Embryo von 5,3 mm gr. L., 4,6 NS und 36 Ursegmentpaaren. Embryo 1420, Sammlung Prof. Keibel, Freiburg i. Br. 12. Objektträger, 2. Reihe, 1. Schnitt. Der Schnitt zeigt die parietale und viscerale Wurzel der A. umbilicalis nebeneinander. Vergr. ca. 60fach.

die parietalen Wurzeln der A. umbilicalis. Beide Wurzeln kommen nebeneinander vor und liegen so, daß sie den primären Harnleiter umfassen (Fig. 21 u. 22). Fig. 22 zeigt die Rekonstruktion des Ursprungs der A. umbilicalis, man sieht eine viscerale und zwei parietale Wurzeln, welche mit der Aorta einen Ring bilden, durch welchen der primäre Harnleiter hindurchtritt. In Fig. 22 sind auf der linken Seite beide Wurzeln im Querschnitt dargestellt.

Der Nachweis des viscero-ventralen Bogensystems und seiner

Längscommissuren könnte selbstverständlich zu einer Erklärung für die Entstehung weiterer Arterien herbeigezogen werden. Wer die Anlage der embryonalen A. pulmonalis aus dem 6. Aortenbogen kennt, wird durch den Verlauf dieser Arterie unwillkürlich an die Längscommissur des viscero-ventralen Bogengefäßes der Ganoiden erinnert; es sind aber alle meine Bemühungen, eine solche Ableitung zu beweisen, bis jetzt ergebnislos verlaufen.

Weiterhin werden wir uns erinnern, daß zwischen der A. mesenterica sup. und der A. mesenterica inf. eine Anastomose vorhanden ist, die A. colica media und colica sinistra verbindet; diese Anastomose kann sogar doppelt sein. Es liegt nahe, diese Anastomose, welche bei gestrecktem Darm als Längsgefäß erscheint, gleichfalls mit der Längscommissur des viscero-ventralen Bogensystems in Beziehung zu bringen. Auch hier haben meine Bemühungen kein sicheres Resultat ergeben. Es ist wahrscheinlich, daß diese Anastomosen aus erhalten gebliebenen Abschnitten des Rete periintestinale abstammen; mehr läßt sich aber zur Stunde nicht sagen.

Literaturverzeichnis.

Boveri, Th. 1892. Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems. Zool. Jahrb. Abt. f. Ontogenie. Bd. V. S. 429—507.

Broman, J. 1907. Über die Entwicklung, »Wanderung« und Variation der Bauchaortenzweige bei den Wirbeltieren. Ergebnisse. Bd. XVI.

Filatow, D. G. 1904. Zur Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems der Amphibien. A. A. Bd. XXV. S. 33—67.

—— 1905. Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems bei den Amphibien. Bull. Soc. imp. natural. Moskau p. 266—334.

Höchstetter, F. 1898. Über die Arterien des Darmkanales der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. XXVI.

Klaatsch, H. 1892. Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

Lang, A. 1903. Beiträge zu einer Trophozöltheorie. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. N. F. Bd. XXXI. S. 1—373.

Mackey. 1889. The arterial system of vertebrates homologically considered. Mem. and memoranda in Anatomy. Vol. I. London.

Rabl, C. 1896. Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XXIV.

Rückert, J. 1888. Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Entwickl. S. 205—278.

Die Kopfregion der Amnioten.

Morphogenetische Studien.

(6. Fortsetzung.)

Von

Dr. A. Fleischmann,

Professor der Zoologie und vergl. Anatomie in Erlangen.

In den vorhergehenden Abschnitten dieser Studien suchte ich die innige topographische Abhängigkeit der Mund- und Nasenhöhlen zunächst während der jüngeren, der Knochenanlagen entbehrenden Stadien klarzulegen. Zur Ergänzung lasse ich nun die äußere Gestalt der Mundnasengegend besprechen. Die Bildungsgeschichte derselben eingehend zu verfolgen, veranlaßten mehrere Unterhaltungen mit dem mir befreundeten Professor der Chirurgie E. Graser über verschiedene, in der hiesigen Klinik von uns beobachtete Fälle von Lippen-, Kiefer-, Gaumenspalten einfacher und komplizierter Art sowie der dabei zutage tretende Kontrast seiner auf die Darstellung in den gebräuchlichen Handbüchern der Chirurgie fußenden Ansichten über die Entstehung der Mißbildungen zu meiner auf dem Anblicke von vielen hundert Embryonen basierten Meinung. Zur Beseitigung unserer Zweifel betraute ich den appr. Zahnarzt E. H. Pohlmann mit der erneuten Untersuchung des Gesichtes zahlreicher Katzenembryonen.

Schon seit langer Zeit hatte ich die landläufige Lehre über die Gesichtsentwicklung nicht mehr vortragen mögen, weil ich weder von den bekannten Abbildungen und Wachsmodellen noch von der üblichen Beschreibung mittels der Terminologie der Gesichtsfortsätze und der Verwachsung derselben befriedigt war. Trotz der trefflichen Figuren, welche den großen Atlas von H. Rabl schmücken, schien mir seine Methode, das embryonale Gesicht bei 15facher Ver-

größerung in verschiedenen Ansichten zu zeichnen, nicht ausreichend. Da es sich um geringfügige Reliefverschiedenheiten handelt, glaubte ich durch Ausnutzung stärkerer (50 und 100facher) Vergrößerung, sowie durch die Herstellung exakter Wachsmodelle einen Vorteil der Erkenntnis zu gewinnen.

Ich habe mich ferner nicht auf die Betrachtung des Gesichtsreliefs beschränkt, sondern zugleich die hinter ihm liegenden Teile genau verfolgen lassen. Ist es doch für jeden, der das Gesicht der Amnioten vergleichend beurteilt, selbstverständlich, daß die besondere Gestalt des Gebisses und der Kiefermuskulatur, sowie die Form und Größe der Nasenhöhle hauptsächliche Faktoren für den Stilcharakter des Antlitzes sind. Aus der Erwägung, daß in früher Embryonalzeit der Gesichtsteil des Kopfes fast ganz fehlt, ergab sich die Aufgabe, die unter strenger Abhängigkeit erfolgende Entwicklung der Mund- und Nasenhöhlen im Zusammenhang mit der Ausgestaltung des Gesichtes zu verfolgen und an einer vollständigen Serie von Embryonen gewissermaßen mitzuerleben, wie dank dem Wachstum der nutritorischen und respiratorischen Hohlräume die Gesichtsfläche vor dem Hirne angelegt und vorgetrieben wird.

Zur Erkenntnis der fundamentalen Beziehungen hielt ich die Säuger für das passendere Untersuchungsobjekt, weil in dieser Gruppe die gegenseitige Abhängigkeit der inneren und äußeren Gesichtsteile offen zutage liegt. Später könnten parallele Studien an Sauropsiden geführt werden.

Der äußere Anlaß, welcher mich zur Behandlung des Gesichtsproblemes führte, klingt in der nachfolgenden Dissertation wieder; sie befaßt sich mit den unhaltbaren Ansichten der Pathologen und Chirurgen eingehender, als notwendig gewesen wäre, wenn wir uns ausschließlich an embryologisch geschulte Leser gewendet hätten, denen die von Hochstetter angebahnte Reform der alten Ansicht geläufig ist.

Erlangen, 10. Dezember 1909.

IX.

Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.

Von

Dr. **E. H. Pohlmann,**

prakt. Zahnarzt in Saalfeld.

Mit 40 Figuren im Text und Tafel XII—XIV.

Als mir Anfang November 1908 Professor A. Fleischmann den Rat gab, die Entwicklungsgeschichte des Gesichtes und die Natur der sog. Gesichtsfortsätze einer neuen Bearbeitung zu unterziehen, hegte ich geheime Zweifel, ob ich auf diesem Gebiete neue Resultate finden könnte, wußte ich doch sowohl aus meiner früheren Studienzeit als aus der Praxis, wie einleuchtend die herrschende Ansicht klingt, und welch kräftige Beweise dieselbe in den Mißbildungen des Gesichtes hat. Ermutigt durch die Zuversicht meines hochverehrten Lehrers, wagte ich mich an die Prüfung der fast zu einem Dogma erhobenen Lehre. Seinen Fingerzeigen verdanke ich, daß es mir gelungen ist, die verwickelten, in der Literatur niedergelegten Ansichten übersichtlich zu ordnen und aus den Präparaten neue Gesichtspunkte abzulesen. Den Dank für die Anleitung, kritisch wissenschaftlich zu arbeiten, und für die aufopfernde Unterstützung, die mir mein hochverehrter Lehrer bei der Ausführung der Arbeit zuteil werden ließ, möchte ich ihm hier ehrerbietigst aussprechen.

Auch Herrn Professor Dr. E. Zander sage ich für seine liebenswürdige Beihilfe bei den photographischen Aufnahmen meinen wärmsten Dank.

Da bisher die Entwicklung des menschlichen Gesichtes das Lieblingsthema der Forscher gebildet hatte, empfahl mir Professor

Dr. Fleischmann die Katze als Untersuchungsobjekt, weil bei diesem Haustiere die Schnauze am wenigsten lang und der Vergleich mit dem menschlichen Gesicht am ehesten möglich ist. Auf seinen Rat habe ich mich bemüht, exakte Rekonstruktionsmodelle der wichtigsten Stadien herzustellen, an denen man leicht die Entwicklung ohne erläuternden Text abzulesen vermag.

Von den nach bekannten Methoden konservierten und gefärbten Katzenembryonen habe ich mehr als 100 in Serien zerlegt und zwar in Querschnitte: 25 Stück unter 8 mm Sstl., 65 Stück von 8—20 mm Sstl., 12 Stück über 20 mm, in Sagittalschnitte: 4 Stück unter 8 mm, 15 Stück von 8—30 mm. Die größte Sorgfalt habe ich der guten Orientierung der eingebetteten Objekte auf dem Mikrotom geschenkt, welche jedesmal mit einer Definierebene versehen wurden. Nach genauem Studium der Serien wählte ich die passenden Entwicklungsstadien zum Modellieren aus. Aus den Schnittbildern habe ich die Ectodermhülle samt der Epithelschicht von Mund- und Nasenhöhle isoliert mit dem Edingerschen Zeichenapparate gezeichnet und in Wachs ausgeschnitten, so daß die fertige Rekonstruktion eine Hohlmaske des Gesichtes bzw. der Vorder- und Seitenflächen des Kopfes darstellte. Nur so war es mir möglich, die Formeigenschaften der Physiognomie, sowie der Mund- und Nasenhöhle von außen und innen zu studieren und die Frage nach der Existenz und Verwachsung der Gesichtsfortsätze, welche in der pathologischen und chirurgischen Literatur immer noch eine große Rolle spielen, zu klären.

Außer 15 ganzen Kopfmodellen vom kleinsten Embryo bis zu 22 mm Sstl. stellte ich 7 Teilmodelle her, die mir ein genaues Bild über die Entwicklung der Nase und der Mundhöhle geben sollten. Die ganzen Modelle wurden bei 50 und 100facher Vergrößerung, die Teilmodelle bei 100facher, nur eines bei 70facher Vergrößerung hergestellt. Davon wurden in Holz geschnitzt und der Sammlung des zoologischen Institutes zu Erlangen einverleibt die Gesichtsmodelle der kleinen Embryonen (Taf. XII, Fig. 1, 2) bei 50- und 100facher Vergrößerung, ferner die Gesichtsmodelle

des Embryos 8 mm Sstl. (Taf. XII, Fig. 3)
- - 10 - - (Taf. XII, Fig. 4)
- - 11 - - (Taf. XII, Fig. 5)
- - 12 - - (Taf. XII, Fig. 6)
- - 22 - - (Taf. XII, Fig. 7) in 50facher Vergrößerung.

Nach einem historischen Abrisse über die Wandlung der An-

sichten von der Gesichtsentwicklung schildere ich zunächst das Außenrelief der Modelle und die Entstehung der Nasenschläuche. Hierauf folgt die Beschreibung der Mundhöhle und ihrer Gaumenmetamorphose. Ich berücksichtige dabei hauptsächlich die Vorgänge im Ectoderm und behandle das Mesoderm als Füllmasse, welche die Zwischenräume zwischen den Epithelwänden des Modells ausfüllt und durch ihre Wachstumsenergie die Umgestaltungen im Ectoderm korrelativ begleitet.

I. Die Entwicklung des Gesichtes.

1. Die herrschende Lehre.

Die heute herrschende Lehre über die Entwicklung des Gesichts, der Mund- und Nasenhöhle reicht zurück bis an den Beginn des 19. Jahrhunderts, also in eine Zeit, wo alle technischen und optischen Hilfsmittel zur ausreichenden Beobachtung der winzig kleinen Embryonen fehlten und man auf indirektem Wege, nämlich durch die Teratologie, das Verständnis des normalen Entwicklungsganges nach der bekannten Formel zu gewinnen glaubte: die Mißgeburten seien durch Bildungshemmung des normalen Verlaufes entstanden, vorübergehende embryonale Stadien seien in ihnen dauernd festgehalten. Obwohl die Angaben der damaligen, mit so beschränkten Hilfsmitteln forschenden Gelehrten wegen der unzureichenden Methodik längst hätten antiquiert sein sollen, haben sie sich im Gegenteil zu Dogmen entwickelt und ein Jahrhundert lang den Fortschritt der Erkenntnis verzögert.

Soweit mir bekannt ist, hat J. F. Meckel zuerst davon gesprochen, daß bei menschlichen Embryonen der 7. Schwangerschaftswoche eine weite gemeinschaftliche Nasen- und Mundhöhle vorhanden sei, deren oberer Rand ohne Grenze in die vordere Gesichtsfläche übergehe. Die Nasenhöhle soll unten durch zwei auf die vordere Gesichtsfläche reichende Spalten offen sein. Später lege sich die Haut als Ober- und Unterlippe vor die Mundhöhle und verwachse in der Mitte. Ebenso wachsen die Gaumenteile des Oberkiefers und der Gaumenbeine allmählich bis zur Nasenscheidewand.

(16, 1. Bd. S. 72, 73, 74, 80: Tab. V. Fig. X u. XI.) Der Mund nimmt als breiter Spalt die ganze Breite der Gesichtsfläche ein. Die gemeinschaftliche Nasen- und Mundhöhle liegt in ihrem vorderen Teil offen dar und biegt sich allmählich in die Gesichtsfläche auf. Ganz deutlich sieht man am unteren Teile der Gesichtsfläche jeder Seite eine kleine, rundliche Öffnung, von welcher 2 Spalten sich wegbegeben. Die eine ist kleiner und läuft nach außen, die

andre weit längere läuft schräg nach unten und innen und wird bald von dem etwas aufwärtsragenden unteren Mundrande bedeckt. Die Längsspalten beider Seiten erreichen einander nicht, etwas hinter ihrem hinteren Ende befindet sich eine kleine Queröffnung, zu welcher sie früher vielleicht ganz gelangten. Jene weitere vordere rundliche Öffnung ist von einer Art von Deckel angefüllt, doch sieht man deutlich einen Raum zwischen beiden. Die zuletzt beschriebene Gegend ist deutlich die innere Nase, die Scheidewand noch im Verhältnis zur Höhe jeder Seite sehr breit, was mit der noch ganz seitlichen Lage der Augen, der ungeheuren Weite des Mundes, der großen Breite und geringen Länge aller Teile zusammenfällt[1]. Vom Gaumenfortsatz des Oberkiefers, der später Nasen- und Mundhöhle trennt, findet sich noch keine Spur, und daher sind beide durchaus noch eine Höhle. Bei einem andern Fetus hat die Mundhöhle ihre Gestalt beträchtlich verändert. Die vordere Gesichtsfläche, die früher schräg in die obere Wand der gemeinschaftlichen Mund- und Nasenhöhle überlief, geht jetzt in dieselbe mehr unter einem rechten Winkel über, weil der Oberkiefer mehr nach unten gewachsen ist und daher den Mund von oben mehr verschließt.

Darum reichen auch die Spalten, welche die nach unten noch offenen Nasenhöhlen darstellen, nicht mehr bis in die vordere Gesichtsfläche, sondern haben sich ganz in die Nasen- und Mundhöhle zurückgezogen, deren vorderen Rand sie nicht einmal mehr erreichen. Ihre Gestalt ist so verändert, daß man keinen vorderen runden, durch ein Knöpfchen verschlossenen Teil mehr wahrnimmt, sondern daß sie etwas nach außen gebogen mehr zugespitzt werden.

Vier Jahre später benützte MECKEL seine unzureichenden embryologischen Beobachtungen zur Erklärung der Hasenscharte und des Wolfsrachens. (16a, S. 522—526.)

Aus den früheren Beschreibungen der Embryonen ergibt es sich, daß anfänglich der Gaumen noch gar nicht gebildet ist, und daß die Spalten, wodurch die sehr weite Nasenscheidewand von dem Oberkiefer getrennt wird, sich bis auf die vordere Gesichtsfläche bis zur Gegend der Nase, die aber nicht existiert, erstrecken. Dieser Zustand geht dem voran, wo sich von beiden Seiten her die Haut als Ober- und Unterlippe vor die Mundhöhle gelegt hat, aber noch nicht von beiden Seiten zusammengetreten ist, sondern wenigstens die Oberlippe durch eine einfache mittlere Längenspalte geteilt wird. Ebenso wachsen auch die Gaumenteile des Oberkiefers und der Gaumenbeine zuerst in ihrem vorderen, dann in ihrem hinteren Teile allmählich bis zur Nasenscheidewand.

Der doppelte Wolfsrachen und die doppelte Hasenscharte sind Hemmungen, die an den frühesten Zustand dieser Teile erinnern. Die Hasenscharte erkannte schon HARVEY als ein Stehenbleiben auf einer früheren Bildungsstufe. Für den Wolfsrachen hat AUTENRIETH dasselbe dargetan.

Zwanzig Jahre später machte K. E. VON BAER bestimmte Angaben über die Entwicklung der Nasenhöhle des Hühnchens. Ich gebe einen ausführlichen Auszug seiner Darstellung, weil dieselbe während der folgenden 80 Jahre alle Untersucher beeinflußt und die embryologischen Lehrbücher unbedingt beherrscht hat.

(3, II. Bd., S. 123). Beide Oberkieferhälften und die Seitenwülste des Stirnfortsatzes wachsen unterhalb der Nasengruben zusammen: nach hinten

[1] Gerade das Gegenteil dieser Behauptungen trifft tatsächlich zu.

zu verbinden sie sich mit den entsprechenden Teilen der anderen Seite zu einer Wand, dem Gaumen. So werden die Nasenhöhlen von der Mundhöhle abgeschieden. Die Nasenhöhlen sind anfangs sehr kurz, werden aber durch Verlängerung des Gaumens allmählich länger. Ihr hinterer Ausgang reicht aber nicht viel über die Mitte der gesamten Decke der Mund- und Nasenhöhle hinaus.

(3, S. 78, 87, 106, 122, 123). Am 4. Tage bildet sich in der verdickten Schädelmasse ein längliches Nasengrübchen mit wulstigem Rande, das eigentliche Riechorgan. Am 5. Tage werden die ziemlich dicht zusammenliegenden Nasengruben weit tiefer und durch den vorspringenden Stirnfortsatz mehr getrennt. Am 6. Tage nimmt die Nasengrube an Tiefe zu. Indem der Oberkiefer mit dünner Spitze den Stirnfortsatz erreicht, bleibt zwischen beiden eine Lücke, der Nasengang, der nach außen als äußere Nasenöffnung mündet, mit dem anderen Ende in die Mundhöhle geht. Dieser Gang ist kurz, indem er fast senkrecht hinabsteigt; denn die Einsenkung des Nasenganges in die Mundhöhle ist ganz dicht hinter der Schnabelspitze wie bei Amphibien. Der ganze Nasengang geht unter der Nasengrube weg, welche nur von oben in den Nasengang einmündet. Das Riechorgan hat sich also früher gebildet, als der für die Atmung bestimmte Luftkanal.

In den nächsten Tagen 8.—10.d stellt sich der Nasengang allmählich mehr horizontal teils, indem der Schnabel mehr hervortritt, aber auch dadurch, daß der Oberkiefer, nachdem er den Stirnfortsatz erreicht hat, nach innen sich gegen den benachbarten ausdehnt und nach hinten zu immer mehr mit ihm verwächst, wobei sich zugleich die Nasenscheidewand bildet. Dadurch werden also die Gaumenbögen geformt. Vorn stoßen sie aneinander, nach hinten werden sie durch einen Schlitz getrennt. In diesen Schlitz laufen die Nasengänge aus.

H. Rathke veröffentlichte 1832 ergänzende Beobachtungen über die Gesichtsbildung der Säugetiere (21 S. 95).

Bei sehr jungen Schafembryonen besteht die vordere Gesichtsfläche fast nur allein aus der künftigen Stirn. Am unteren Ende der Gesichtsfläche befinden sich zwei sehr kleine flache, rundliche, weitauseinanderliegende Nasengruben, welche an die Mundspalte angrenzen. Die Gruben werden bald tiefer, weil die Gesichtswand in ihrer Nähe etwas dicker wird. Nasen- und Mundhöhle sind eine Zeitlang nicht voneinander geschieden. Aus der Stirnwand wächst der Stirnnasenfortsatz hervor. Er dient als Grundlage für die knorpelige Scheidewand der Nase, den Vomer, die Scheidewand des Siebbeins und die Zwischenkiefer.

Die Oberkiefer wachsen nach Art der Extremitäten aus den Seitenwänden des Schädels hervor. Sie krümmen sich gegen die seitlichen Vorsprünge des Stirnnasenfortsatzes und verwachsen endlich mit demselben. Durch die Verwachsung der drei Fortsätze wird über die Öffnung der Nasengruben ein Bogen gespannt, welcher die Öffnung in zwei Hälften teilt: eine obere, das künftige Nasenloch, und eine untere, welche gegen die Mundhöhle gekehrt ist. Mit dem

Wachstum der drei Fortsätze wird die Nasenhöhle in die Länge vergrößert.

Zum Beweise seiner Angaben bildet Rathke 21, Taf. VII. Fig. 3—6 das Gesicht mehrerer Schafembryonen bei vierfacher Vergrößerung ab. Ich gebe zwei Figuren (Fig. 1, 2) aus Köllikers Lehrbuch vom Jahre 1879 wieder, welche ungefähr dasselbe illustrieren.

Die Lehre, daß bei der Bildung des Gesichtes paarige, den Extremitätenanlagen vergleichbare Fortsätze miteinander verschmelzen, gewann damals eine große innere Wahrscheinlichkeit durch die Entdeckung der Kiementafeln von H. Rathke, welcher

Fig. 1.

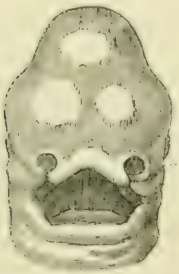


Fig. 2.

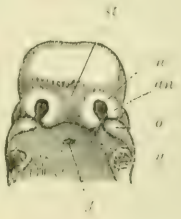


Fig. 1. Kopf eines menschlichen Embryos von 5 Wochen nach Coste. *3* linker äußerer Nasenfortsatz; *4* Oberkieferfortsatz; *5* primitiver Unterkiefer; *z* Zunge.

Fig. 2. Kopf eines 6 Wochen alten menschlichen Embryos nach Kölliker. *an* äußerer Nasenfortsatz; *g* Hypophyse; *n* Nasengrube; *o* Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; *st* Stirnfortsatz *u* Stelle, wo der Unterkiefer saß.

1826 bei Hühnerembryonen des dritten und vierten Tages in der »langen und dicken Halsgegend« eine »weite Rachenhöhle« sah. Er hob ihre Ähnlichkeit mit der Kiemenhöhle der Haifische hervor, weil sie drei Spalten der Seitenwand zeige. Die Spalten durchsetzen (wie bei den Fischen) die dicke Halswand, so daß eigentlich drei plattgedrückte, von außen nach innen sich verkleinernde Halsseitenhöhlen an der Rachenhöhle hängen und diese mit den Spalten an der Außenfläche des Körpers verbinden. Zwischen den drei äußeren Spalten liegen zwei Tafeln, welche nach Lage, Stellung und Gestalt eine entfernte Ähnlichkeit mit Fischkiemen haben. Sie werden aber später den Kiemen erwachsener Fische nicht ähnlicher, sondern verschwinden in den folgenden Bebrütungstagen. Die Kiemenanlagen von *Blennius* erscheinen in früher Embryonalzeit ebenfalls als bogenförmig gekrümmte schmale Tafeln und haben eine große Ähnlichkeit mit den Tafeln am Halse des

Hühnchens, obwohl sie in größerer Zahl (5) vorhanden und dünner sind.

Rathke fürchtete daher keinen Fehlgriff zu tun, wenn er die Tafeln am Halse des Hühnchens für die Anlagen der Kiemen oder die auf einer der niedrigsten Stufen stehenden Durchgangsbildungen der Kiemen halte und behaupte, daß auch die Vögel mit Kiemen versehen sind, die aber in ihrer ersten Entwicklung schon wieder zugrunde gehen. Diese Befunde galten ihm als höchst wichtiger und auffälliger Beweis für die Richtigkeit des alten Harveyschen Satzes,

Fig. 3.

Embryo eines Rindes. Vergr. 5/1 nach Kölliker. *g* Geruchsgrübchen; *k* 1. Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatz; *k''* *k'''* 2. u. 3. Kiemenbogen; *o* Gehörbläschen; *s* Scheitelhöcker.

daß die höheren Wirbeltiere bei ihrer Entwicklung die niederen in sich aufnehmen.

Am 4. Bruttage bemerkte er dicht hinter dem Mund jederseits zwei dicke median verschmolzene Lappen, welche durch eine Querfurche an der unteren Fläche in zwei Abteilungen zerfallen. Aus dem vorderen Teile entstehe der Unterkiefer. Der hintere Teil bedecke die vorderste größte Halsspalte, ähnlich wie der Kiemendeckel die Kiemen der meisten Fische. Auch die Form dieses Teiles (mitten breit, oben und unten schmal) stimme mit dem Kiemendeckel der erwachsenen Fische überein.

Später fand Rathke (21 a) bei den Säugetierembryonen ebenfalls die lappenförmigen Tafeln und mehrere Spaltöffnungen (4),

welche durch die dicke Wand des Halses in die Rachenhöhle führen, und 1828 sah er die Spalten auch bei menschlichen Embryonen (Fig. 3).

Rathkes Angaben wurden gleich 1827 von Huschke unbedingt bestätigt und seit jener Zeit so oft aufs neue bekräftigt, daß heute kein Zweifel mehr erlaubt scheint.

Zur Popularisierung der sehr primitiven Ansichten über die Gesichtsentwicklung trugen die Zeichnungen menschlicher Embryonen von A. Ecker 6) und die unter dessen Aufsicht von Dr. A. Ziegler in Freiburg 1859 angefertigten Wachspräparate (Serie V., Die Entwicklung der äußeren Form des Menschengesichtes erläuternd) sehr viel bei, da sie in die meisten Sammlungen kamen und ein beliebtes Demonstrationsmittel bei den Vorlesungen wurden.

Das Modell I stellt das Kopfende eines vier Linien langen Embryos aus der 3. Woche mit 4 Kiemenbogen und der ersten Andeutung der Oberkieferfortsätze dar, Modell II das Kopfende eines 5,5 Linien langen Embryos, ungefähr aus der 6. Woche, an welchem der längere Oberkieferfortsatz den mittleren Stirnfortsatz noch nicht erreicht habe und durch eine wirkliche Spalte vom äußeren Stirnfortsatz getrennt sei.

Ecker bildete ferner den Kopf eines zirka 6 Linien langen Embryos ab, dessen mittlerer Stirnfortsatz rechterseits vom Oberkieferfortsatze und dem mit diesem schon verschmolzenen seitlichen Stirnfortsatze durch eine Spalte getrennt sei, während die linke Spalte sich unten schon geschlossen, oben zum Nasenloch umgewandelt habe, und bemerkt, hier habe also eine halbseitige Hemmung der Entwicklung stattgefunden.

Modell III des Kopfes eines 5 Linien langen Embryos aus der 5. Woche zeigt, daß der Oberkieferfortsatz sich an die Stirnfortsätze angelegt habe, während die Nasenspalte zwischen ihnen noch offen sei.

Ecker bildete (6 Taf. 26, Fig. 10) einen Embryo der sechsten Woche ab, dessen Oberkieferfortsatz schon größtenteils an die untere Schädelfläche angewachsen sei. Er verweist auch auf eine andre Figur (6 Taf. 27, Fig. 1) eines 5,75 Linien langen Embryos, dort sei die Furche, welche die Verbindung des Oberkieferfortsatzes mit dem seitlichen Stirnfortsatze bezeichnet, noch deutlich wahrzunehmen.

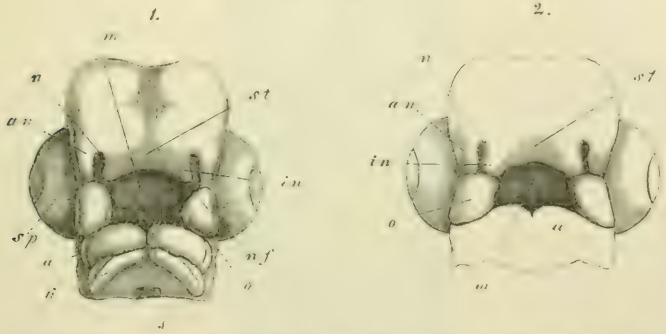
Das größte Wachsmodell IV stellt den Kopf eines 7,5 Linien langen Embryos dar, an dem die ehemalige Trennung des Ober-

kieferfortsatzes vom Zwischenkiefer und seitlichen Stirnfortsatz noch durch eine Furche angedeutet sei.

Die Anschaulichkeit der Zieglerschen Wachsmodelle machte auf alle späteren Forscher und die Verfasser von Lehrbüchern einen so nachhaltigen Eindruck, daß die damit bewiesene Lehre von der Gesichtsentwicklung, die im besten Einklange mit den Erfahrungen der Pathologen und Chirurgen stand, unbezweifelt sich 4 Jahrzehnte forterbte.

Nicht wenig wurde ihre Herrschaft durch den Beifall von A. Kölliker (13) gestärkt, welcher auf Grund neuer Beobachtungen im Jahre 1860 die Angaben K. E. v. Baers über die Nasenentwicklung des Hühnchens bestätigte. Er unterschied die primitiven

Fig. 4.



Köpfe von Hühnerembryonen vom Ende des 4. und Anfang des 5. Bruttages nach Kölliker. *an* äußerer Nasenfortsatz; *in* innerer Nasenfortsatz; *k'* 2. Kiemenbogen; *m* Mundhöhle; *n* Nasengrube; *n.f* Nasenfurche; *o* Oberkieferfortsatz; *s* Schlundhöhle; *sp* Chorioidalspalt; *st* Stirnfortsatz; *u* Unterkiefer.

Nasengruben (Fig. 4*n*), welche von einem als inneren (*in*) und äußeren (*an*) Nasenfortsatz wulstig hervortretenden Wall umgeben sind, und die oberflächlichen Nasenfurchen, welche zwischen dem Stirnfortsatz (*st*), äußeren Nasenfortsatz (*an*) und Oberkieferfortsatz (*o*) in die primitive Mundhöhle verlaufen. Aus den primitiven Nasengruben entwickeln sich die Labyrinthe des Geruchsorgans. Die Nasenfurchen aber werden zu kurzen, in die Mundhöhle ausmündenden primitiven Nasengängen, wenn der Oberkieferfortsatz mit dem inneren Nasenfortsatz verwachse (Fig. 4). Jeder Nasengang münde durch das hintere Nasenloch in den Nasenrachengang, welcher durch Bildung des Gaumens und der oberen Hälfte der ursprünglichen Mundhöhle entstehe. Später werde jeder Nasengang weiter und bilde schließlich mit dem Nasenrachengang zusammen den ganzen unteren Nasengang. Der Stirnfortsatz (*st*

liefere das Nasenseptum samt den zugehörigen Deckknochen. Die äußeren Nasenfortsätze (*an*) liefern die Labyrinthe, die drei Muscheln und die Nasenflügel.

Der Tränengang entstehe als eine zwischen dem äußeren Nasenfortsatz und Kieferfortsatz, vom Auge zur Nasenfurche ziehende Rinne und werde durch Verwachsung der genannten Fortsätze in einen Kanal umgewandelt.

Im Jahre 1866 schilderte Kollmann (15) das äußere Relief des embryonalen Gesichtes in Wort und Bild. Bei seinem Bemühen, die durch die Zieglerschen Modelle veranlaßten fehlerhaften Ansichten zu korrigieren, verfiel er in eine karikaturenhafte Übertreibung der Gesichtsplastik: Der Stirnfortsatz hänge nicht, wie man nach den Modellen erwarten sollte, gleich einer Schürze abwärts, in der sich die Nasenlöcher wie ein paar Einschnitte finden, sondern stehe von der Stirn ungefähr in einem Winkel von 45° nach abwärts ab. Die nüsternartigen Nasenöffnungen seien von hohen vorstehenden Wülsten begrenzt. Jede der durch eine tiefe Furche getrennten Nüstern besitze einen äußeren kürzeren und inneren längeren Flügel. Die Furche werde tiefer und enger, endlich verwachsen die inneren, einander zugekehrten Nasenflügel und bilden das Septum narium. Die nicht zum Septum verwendeten Teile der inneren Nasenflügel wachsen nach unten als zwei sich verbreiternde Hautlappen aus, um sich median unter einander und durch seitliche Naht mit den Oberkieferfortsätzen zu vereinigen. Die Oberlippe rühre also nur vom Stirnfortsatz her und entstehe aus zwei Teilen, deren mittlere Naht am normalen Antlitz als Philtrum charakterisiert sei. Die Oberlippe allein bilde die obere Begrenzung der Mundspalte.

Dursy (5) hat 1869 eine sehr ausführliche Schilderung seiner Studien über die Entwicklung des Kopfes veröffentlicht. In seinem Bestreben, den Zusammenhang der frühen Embryonalanlagen mit den anatomischen Befunden am fertigen Kopfe zu erhellen, hat er die anatomische Terminologie zur Beschreibung des embryonalen Zustandes gebraucht und wesentlich dazu beigetragen, daß die auf durchaus unzureichender Beobachtung fußenden Ansichten der älteren Schule eine neue Bekräftigung gewannen. Mit der unverbesserten Methodik der alten Schule konnte Dursy am Ende der 60er Jahre in der Analyse junger Stadien keine wichtigen Entdeckungen machen, sondern bloß alte Täuschungen auffrischen. Auch er schreibt dem Stirnfortsatz die wesentliche Rolle bei der Gesichtsbildung zu. Er

sagt: vor dem Erscheinen der Riechgruben gehe die Stirnwand ohne Abgrenzung bogenförmig in die Schädelbasis über. Später entstehe der Stirnfortsatz, d. h. eine zur Bildung der Nase bestimmte Fortsetzung der Schädelbasis, sowie der vorderen und seitlichen Stirnwand. Durch mediane Verdünnung zerfalle derselbe in zwei Seitenhälften: die zwischen den Riechgruben gelegene Partie der Schädelbasis und der Stirnwand enthalte die paarige Anlage des mittleren Stirnfortsatzes, aus dem die Nasenscheidewand und die Zwischen-

Fig. 5.

Vorderansicht des Kopfes eines Hundeembryos (30^{d}). Nach O. Schultze. Vergr. 10/1.

kiefergegend des Gesichtes hervorgehe; die über und hinter den Riechgruben liegende Partie, die Stirnfortsatzwurzel enthalte die Anlage der beiden seitlichen Stirnfortsätze, welche die laterale Wand der primitiven Nasenhöhlen darstellen.

Die Riechgruben in der unteren Partie der seitlichen Stirnwand werden von einem bogenförmigen Saum oben umfaßt, bleiben aber unten frei und verlieren sich allmählich gegen die Mundspalte und Augennasenfurche.

Aus dem bogenförmigen Randsaum werde ein dicker Wulst und durch Höhenwachstum seines hinteren und oberen Abschnittes werde der obere und hintere Abschnitt der Riechgrube verdeckt. So ent-

stehe ein hoher, seitlich komprimierter Spaltraum als Anlage der Nasenhöhle, die somit hinten und oben geschlossen, unten und vorn dagegen offen sei. Die mediane Wand werde von der lateralen Schädelwand gebildet, die laterale Wand von dem in eine breite Platte ausgewachsenen, früheren hinteren Randsaume der Riechgrube oder seitlichen Stirnfortsatz (REICHERT), welcher auf dem verlängerten Oberkieferfortsatz ruhe, aber von ihm durch die vom Auge zur Mundspalte schief absteigende Augennasenfurche geschieden sei. Der vordere Rand des seitlichen Stirnfortsatzes rücke nach vorn, verdecke schließlich die Riechgrube völlig und erreiche den vorderen Randwulst; er ziehe neben ihm zum vorderen Ende des Oberkieferfortsatzes herab.

Die Seitenflügel des mittleren Stirnfortsatzes umfassen die Nasenlöcher von unten und verbinden sich mit den Spitzen der Oberkieferfortsätze, nur eine äußere Furche deute noch die frühere Trennung an. So erhalten die anfangs in ihrer ganzen Länge unten offenen Nasenhöhlen einen über der Mundspalte liegenden Boden oder primitiven Gaumen, der an den Gaumen gewisser Tiere, z. B. der Eidechsen erinnere. Vor ihm entstehe das äußere Nasenloch, während hinter ihm eine offene Verbindung mit der Mundhöhle durch eine Längsspalte des Nasenhöhlenbodens = primitiver Gaumenspalt bestehe. Der mediane Teil des Stirnfortsatzes zwischen den primitiven Gaumenspalten sei der untere Rand der noch niedrigen Nasenscheidewand, seine Seitenteile seien die Seitenflügel der Nase.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verdicke sich die Basis des Hirnschädels, wachse in ihrer ganzen ursprünglichen Breite in die Mundhöhle hinab und stelle die unverhältnismäßig breite Anlage der Nasenscheidewand dar. Die beiden Nasenhöhlen rücken später mit den Augen herab und kommen unter den Schädel zu liegen. Die kleineren äußeren Nasenlöcher würden von einem breiten Wulst umfaßt, dessen laterale und obere Partie dem seitlichen, dessen mediale und untere Partie dem mittleren Stirnfortsatz angehören.

Der zwischen den beiden Gaumenplatten liegende Abschnitt der primitiven Mundhöhle werde von der Zunge völlig erfüllt. Wenn die Zunge sich von der Schädelbasis zurückziehe, werde der obere Abschnitt der primitiven Mundhöhle durch die mediane Verbindung der Gaumenplatten abgeschieden. Die beiden Gaumenplatten wachsen aus der Seitenwand der primitiven Mund- und Schlundkopfhöhle hervor und trennen die ursprünglich einfache Höhle in zwei übereinander liegende Abteilungen.

Der dadurch gewonnene Raum diene zur Vervollständigung der Regio respiratoria und zerfalle in einen hinteren unpaarigen Nasenrachengang und vorderen paarigen Abschnitt. Der von der Nasenscheidewand gebildete Anteil des primitiven Gaumens verwachse schließlich mit dem eigentlichen Gaumen.

Die allgemeinen Ansichten der nächstfolgenden Jahrzehnte werden am besten durch die Darstellung erläutert, welche C. Gegenbaur in seinem Lehrbuch der Anatomie 1883 (S. 433) über die genetischen Beziehungen von Mund- und Nasenhöhle gegeben hat.

Die Kopfdarmhöhle, welche auch als primitive Mundhöhle bezeichnet wird, sondert sich in zwei übereinanderliegende Räume, davon der untere die spätere, sekundäre Mundhöhle darstellt. Der obere, mit jener Sonderung gleichzeitig durch eine mittlere Scheidewand in zwei seitliche Hälften getrennt, repräsentiert die Nasenhöhle, nachdem in diesen Abschnitt zugleich die Riechorgane eingebettet wurden. Diese Scheidung setzt sich aber nicht durch den ganzen Raum der Kopfdarmhöhle fort, die hinterste Strecke bleibt ungetrennt, sie bildet den Pharynx.

Die Scheidung der primitiven Kopfdarmhöhle vollzieht sich erst bei den höheren Wirbeltieren. Bei Reptilien (Eidechsen, Schlangen) und Vögeln beginnt die Scheidung und ist bei Schildkröten zum Teile, vollständiger bei Krokodilen ausgeführt. Den Säugetieren kommt der Vorgang in früher Embryonalperiode zu. Seitlich und vorne wachsen leistenförmige Vorsprünge (Gaumenplatten) ein und treffen mit der von der Basis Cranii ausgehenden Nasenscheidewand median zusammen. Unvollständiger Vollzug dieses Vorganges läßt einen Defect als Gaumenspalte bestehen.

Auch W. His bewegte sich in der durch K. E. v. Baer und H. Rathke vorgezeichneten Bahn. Er hat innerhalb 17 Jahren (1885 bis 1902) dreimal die Entwicklung des Gesichtes und der Nase untersucht und durch das Gewicht seiner Autorität die alte Ansicht an der Wende des 20. Jahrhunderts nicht bloß neu gestärkt, sondern auch gegen die Angriffe, welche aus einer besseren Erkenntnis erwuchsen, mit Energie verteidigt. Man sieht an diesem Beispiele wieder einmal, wie schwer es ist, alte Gedanken, welchen der Vorzug einer 50jährigen Tradition zuteil geworden ist, zu verwerfen; denn objektiv betrachtet, stützt sich die Baer-Rathkesche Lehre gar nicht auf gründliche Beobachtungen, weil die geringe Lupenvergrößerung und der Mangel der Konservierungsmittel es jenen genialen Forschern unmöglich machte, das Detail so zu erkennen, daß sie darüber Klarheit hätten erlangen können. His befand sich in einer wesentlich günstigeren Position. Aber trotz der von ihm so gut ausgebildeten Rekonstruktionsmethoden und vieler Wachsmodelle blieb er in der alten Observanz und trat der von Hochstetter ange-

bahnten Reform ablehnend entgegen. Ich fasse den wesentlichen Inhalt seiner drei Abhandlungen (8, 8a, 8b) summarisch zusammen.

Bei jüngeren Embryonen zieht die Oberhautanlage, wie eine Haube (Stirnhaube), dicht über das Ende des Hirnrohres direkt in die Rachenhaut. Wenn das Gehirn auswächst, besonders wenn die Großhirnhemisphären sich emporwölben, erfährt die Stirnhaube eine entsprechende Ausdehnung. Sie hebt sich vom Gehirn stellenweise ab und bildet eine anfangs sehr breite, später verschmälerte blasenartige Sagittalfalte, die Schnauzenfalte. Ihr Mittelstück besteht aus einem, jede Nasengrube konvex überragenden und einem unteren konkaven Abschnitt. Gleichzeitig mit der Sagittalfalte tritt eine quere Falte zur Bildung der Nasenkante und Nasenspitze auf.

Jederseits von der Stirnhaube entstehen am Vorderkopfe 2 flache Nasenfelder, deren Boden muldenartig zu Riechgruben einsinkt. Sie scheiden sich in die Jacobsonschen und eigentlichen Nasen-Gruben. Die anfangs im Bereiche des Vorderhirns liegenden Riechgruben rücken bald nach vorn abwärts und verlassen den Hirnbereich. Indem sie in die Seitenwand der Sagittalfalte mit einbezogen sind, gleiten sie zunächst in schräger Richtung nach vorn und kommen durch das Schmälerwerden der Faltenbasis in einen geringeren Abstand voneinander zu liegen. Das geht mit einer doppelseitigen Faltenbildung im Gebiete des mittleren Stirnfortsatzes einher. Die Riechgruben zerfällen die Vorderfläche des Schnauzenfaltengebietes in die mittleren und seitlichen Stirnfortsätze (Fig. 5). Der laterale Schenkel des Randwulstes der Nasengrube leitet die Bildung des seitlichen Stirnfortsatzes ein. Der seitliche Stirnfortsatz schiebt sich jederseits über die lateralwärts offene Nasengrube und wandelt sie rasch in die lateralwärts geschlossenen Nasenhöhlen um, welche die Form zweier enger Spalten annehmen, die mit einem schrägen Schlitz nach vorn und unten sich öffnen. Der seitliche Stirnfortsatz geht in die Scheidewand der Nase über, welche durch Verschmälerung des mittleren Stirnfortsatzes gebildet ist. Der mittlere Stirnfortsatz ist ein sehr breiter Streifen mit niedrigen Seitenleisten (Lamina nasalis) und eingesunkenem Mittelstück (Area infranasalis). Über der Area infranasalis liegt die Anlage des Nasenrückens (Area triangularis). Jede Seitenleiste ist eine besondere Sagittalfalte und erscheint als Fortsetzung eines gewölbten Bogens, welcher am seitlichen Stirnfortsatz als späterer Nasenflügel beginnt und die Nasenöffnung von oben her medial als Randwulst der Nasenöffnung umgreift und die mediale Wand der Nasengrube bildet. Der Bogen läuft in

einen vorderen kugeligen Vorsprung (Processus globularis = innerer Nasenfortsatz Kölliker) aus. Eine breite zur Nasenöffnung emporsteigende Furche trennt den Processus globularis vom Ende des Oberkieferfortsatzes. Später ist der Oberkieferfortsatz näher an den Processus globularis herangeschoben. Wenn der mittlere Stirnwulst auf den Höhepunkt seiner embryonalen Entwicklung gelangt ist (etwa im Beginn der 6. Woche), lassen sich an ihm drei Zonen unterscheiden, eine oberste Pars ethmoidalis, welche die beiden Nasenhöhlen überragt, eine mittlere Pars nasalis = Septum, die zwischen die beiden Höhlen eingeschoben ist, und die untere Pars intermaxillaris, welche die Höhlen vom Mundraum trennt. Der seitliche Stirnfortsatz scheint vom Oberkiefer durch eine quere Spalte getrennt zu sein.

Der zwischen beiden Oberkiefern liegende Teil der primitiven Mundöffnung wird bei fortschreitender Entwicklung von den 3 Stirnfortsätzen ausgefüllt. Der mittlere Stirnfortsatz bzw. Processus globularis desselben verwächst unterhalb der zuerst durchweg offenen Nasenspalte mit dem Oberkieferfortsatz, der schräg von hinten und außen herantritt. Dadurch entsteht eine das Nasenloch von der Mundspalte trennende Querbrücke, der primitive Gaumen (Dursy) oder Anlage der Oberlippe und der unmittelbar dahinter liegenden Teile und es scheidet sich dadurch eine Gesichts- und Mundrachenöffnung der Riechhöhlen ab. Der Schluß der offenen Nasengruben geschieht teils durch die Lamina nasalis, ausgiebiger durch Hervorschiebung ihres hinteren Randes, der sich über die Außenfläche der Grube legt und dieselbe zudeckt; er ist der seitliche Stirnfortsatz, sein wulstiger Rand wird zum Nasenflügel.

Sobald der seitliche Schluß der Grube erfolgt ist, führt von der vorderen Öffnung ein kurzer Eingangstrichter in eine hohe Spalte, (= Nasenschlauch) die oben von der Pars ethmoidalis überwölbt ist und in deren Decke der N. olfactorius sich einsenkt.

Jenseits von der Nervenendstelle nimmt die Höhle an Höhe ab und läuft in den niedrigen Nasenrachengang aus, der lateralwärts von der Lamina nasalis in den hinteren Nasenlöchern sich öffnet. Nachdem der primitive Gaumen geschlossen ist, rücken die Processus globulares und zugleich die vorderen Enden der Laminae nasales median zusammen und verschmelzen. Durch die Vereinigung entsteht das Mittelstück der Lippen und der Zwischenkiefer; der Mundhöhlenteil des Oberkiefers oder innerer Kieferwulst rückt gleichfalls gegen den Processus globularis und verschmilzt mit ihm.

Das Septum narium entsteht demnach durch mediane Verbindung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Beim Menschen bildet sich die Oberlippe durch Verwachsung der Globularfortsätze des mittleren Stirnfortsatzes mit den Oberkieferfortsätzen. Die Oberfläche des mittleren Stirnfortsatzes zerfällt in einen als mediane Kante hervortretenden Teil, der zum Nasenrücken wird, und einen als mediane Rinne sich vertiefenden Teil, der zur Nasenscheidewand und Oberlippe wird. Die Grenze beider ist die Nasenspitze. Wenn die Nasenlöcher zusammenrücken, treibt sich der Nasenrücken schärfer hervor, dagegen vertieft sich der Einschnitt an der unteren Fläche des mittleren Stirnfortsatzes. Schließlich verbinden sich die Seitenwandungen der medianen Rinne. An der Oberlippe begegnen sich die beiden Kugelfortsätze in der Mittellinie und das Nasenseptum, das zuerst aus zwei nebeneinanderliegenden Platten besteht, verwächst zu einer einfachen Lamelle. Die Oberlippe behält einen tiefen mittleren Einschnitt, dessen letzter Rest als Philtrum zurückbleibt. Die Spur der bilateralen Verbindung von Lippen und Nasenscheidewand erhält sich bei der Mehrzahl der Säugetiere bleibend als eine mediane, vom Lippenrand bis zur Schnauzenspitze reichende Spalte, z. B. Doggennase.

O. Seydel (19) beschrieb 1899 die Nasenbildung bei *Echidna* ganz im Stile der Hisschen Darstellung. Der auswachsende äußere Nasenfortsatz liefere die komplette laterale Wand der Riechtasche. Später beteilige sich auch der Oberkieferfortsatz an der Bildung der hinteren lateralen Wand der Tasche. Die zugekehrten Ränder des spaltförmigen Zuganges zur Riechtasche verschmelzen, indem der untere Rand des äußeren Nasenfortsatzes sich an die entsprechende Partie des inneren Nasenfortsatzes lege. Der Oberkieferfortsatz bleibe daran unbeteiligt, weil er nicht so weit nach vorn reiche. Das hintere Ende des spaltförmigen Zuganges dauere als Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle. Mit dem Vorwachsen der Schnauzengegend erfahre die taschenförmige primitive Riechgrube eine rinnenartige Verlängerung nach vorn, die von den verlängerten Nasenfortsätzen umgeben und durch Verschmelzung derselben zum Atrium der eigentlichen Nasenhöhle abgeschlossen werde. Mit dem Auswachsen des Schnauzenteils würde die schlitzförmige Apertura nasalis externa größer werden, wenn sich nicht gleichzeitig von hinten nach vorn fortschreitend die Schließung derselben durch Verlötung der unteren Ränder des äußeren und inneren Nasenfortsatzes vollzöge. Also werde in einem bestimmten Entwicklungs-

stadium (*Echidna*-Embryo 42) die äußere Nasenöffnung kontinuierlich neu gebildet. Mit dem Vorwachsen des Vorderkopfes verlängere sich die Öffnung nach vorn, wobei immer neu entstehende Teile in ihre Umgrenzung einbezogen würden, aber im gleichen Maße werde sie von hinten her verlegt.

An His schließt sich H. Rabl (20) an, der 1902 durch schöne Zeichnungen die Entwicklung des Gesichtes schilderte. Er legte weniger auf die Beschreibung, als auf naturgetreue Abbildungen Gewicht. Mit Recht tadelt er im Vorworte, daß die meisten der älteren Abbildungen entweder ganz unbrauchbar seien oder das embryonale Gesicht nur in Karikaturen wiedergäben. Die Mehrzahl derselben vermöge weder den primitivsten künstlerischen, noch wissenschaftlichen Anforderungen zu genügen. Man habe in die Zeichnungen jedes Licht und jeden Schatten eingetragen, den man beim Drehen und Wenden eines Embryos nach allen Seiten überhaupt sehen könne; daher hätten die verbreiteten Abbildungen geringe Beweiskraft. Angesichts der trefflichen Zeichnungen seines neuen Werkes wird jeder die Berechtigung des herben Tadels zugestehen; aber Rabl verurteilt auch die neue Methode, daß man Modelle von den Embryonen anfertigt und diese Modelle zeichnet. Wohl schwerlich falle es einem Maler ein, einen Menschen, den er porträtieren wolle, zuerst zum Bildhauer zu schicken. Es sei ganz verwerflich, den Kopf oder das Gesicht eines Embryos nach einem Plattenmodell zu zeichnen; die nach solchen Vorbildern hergestellten Figuren seien so scheußlich, daß jeder, der einigen Formensinn besitze und die Objekte aus eigener Anschauung kenne, davon abgestoßen werde. Hierin scheint mir Rabl nicht recht zu haben, weil er den Vorteil übersieht, welchen die Untersuchung des embryonalen Gesichtes bei stärkeren Vergrößerungen ($^{50}/_{1}$ oder $^{100}/_{1}$) gewährt im Gegensatze zu einer 15fachen Vergrößerung, bei der seine Figuren entworfen sind. Nachfolgend stelle ich die wichtigsten Sätze aus dem Begleittexte des Rablschen Tafelwerkes zusammen.

Das Riechfeld ist im Stadium 8 11^{d} 2^{h}) zu einer Grube eingesenkt, die oben von einer Art Schirm überwölbt ist und dadurch vertieft wird, während sie nach unten flach ausläuft. Mit dem hinteren Ende dieses Schirmes tritt der Oberkieferfortsatz in Verbindung. Die Nasengrube hat also nur oben einen scharfen Rand. Der Boden springt polsterartig nach außen vor.

In den nächsten Stadien 9 und 10 ist die Nasengrube vertieft mit fast kreisrunder Eingangsöffnung. Die schärfere Begrenzung desselben bringt es mit sich, daß man jetzt schon einen medialen und lateralen Nasenfortsatz erkennen kann. Vom medialen Fortsatze zieht eine Leiste aus, die unter

dem lateralen Nasenfortsatze hinweg zum Oberkieferfortsatz reicht, um sich mit ihm zu verbinden. Der mediale Nasenfortsatz des Stadiums 11 besitzt unterhalb der Nasenöffnung eine kleine, nach innen gerichtete Delle. Die Strecke zwischen den beiden medialen Nasenfortsätzen ist eingesenkt.

Beim Stadium 12 stehen die enger gewordenen, schlitzförmigen Nasenlöcher nicht relativ, sondern auch absolut näher beieinander, als früher. Sie führen in den nach hinten an Tiefe zunehmenden Nasensack, an dessen medianer Wand die Mündung des Jacobsonschen Organs liegt. Das hintere Blindende des Sackes stößt an das Epithel des Vorderendes des primitiven Gaumens. Die aus beiden Epithelschichten bestehende Membran verschließt die primitive Choane. Zwischen den beiden mittleren Nasenfortsätzen, also an der unteren Seite des Stirnfortsatzes ist eine ziemlich tiefe Einsenkung bemerkbar; wie früher zieht eine Leiste vom medialen Nasenfortsatz unter dem lateralen Fortsatze hinweg zum Oberkiefer.

Im Stadium 13 liegen die verengten und schief gestellten Nasenlöcher absolut eine Spur weiter auseinander, relativ aber enger zusammen. Die Einsenkungen zwischen den beiden mittleren Nasenfortsätzen sind tiefer geworden; von ihrem Grunde zieht eine kurze schmale Furche, die einer Naht nicht unähnlich ist, senkrecht nach oben.

Im Stadium 14 erscheint hinter dem inneren Ende der medialen Nasenfortsätze eine kleine Grube als erste Andeutung der primitiven Choane, aber der Durchbruch ist noch nicht geschehen.

Im Stadium 15 sind die Nasenlöcher kleiner geworden. Von der medianen tiefsten Einkerbung der Oberlippe, die zwischen den beiden Processus globulares liegt, zieht ein flacher Wulst nach oben. Die Oberlippe zeigt außerdem rechts und links am medianen Nasenfortsatz eine Einkerbung, auf welche die Kerbe zwischen Nasenfortsatz und Oberkieferfortsatz folgt. Die Choanen sind noch nicht durchgebrochen.

Stadium 16. Von den Nasenlöchern zieht eine Furche im halbkreisförmigen Bogen nach innen und unten zu der Incisur zwischen den Processus globulares. Die beiderseitigen Furchen grenzen den Schnauzenteil deutlich ab. Der sagittale Wulst, welcher von der Incisur senkrecht nach oben reicht, flacht sich allmählich ab. Vom oberen Ende der schlitzförmigen Nasenlöcher laufen bogenförmige Furchen gegen das obere Ende der medianen Erhebung oder Leiste (mediane Nasenleiste) und grenzen kleine paarige Knötchen ab.

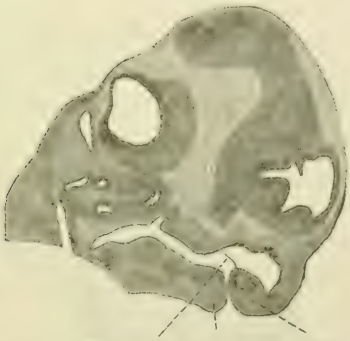
Stadium 17. Über die schlitzförmigen Nasenlöcher schieben sich von oben und außen deckelartig die lateralen Nasenfortsätze.

Die fast 100 Jahre währende Tradition der Gesichtsentwicklung nach Meckel, Baer, Rathke wurde zum ersten Male durch F. Hochstetter im Jahre 1891 angetastet. Hochstetter (9, 9a) erklärte nach Untersuchungen an Katzen- und Kaninchen-Embryonen:

Eine offene Nasenfurche als primäre Kommunikationsspalte zwischen Mund- und Nasengrube existiert ebensowenig, als der Abschluß der beiden Höhlen durch Verwachsung der Furchenränder erfolgt. Der Hohlraum der Nasengrube ist von der Mundhöhle durchaus abgeschieden und gewinnt durch Herabwachsen des lateralen Stirnfortsatzes Taschenform. Der Epithelüberzug der Begrenzungs-

ränder der Nasengrube d. h. der laterale und mediale Stirnfortsatz verschmelzen, so daß der hintere Abschnitt der Nasentasche in einen kurzen Blindsack umgewandelt werde, der durch eine Epithellamelle mit dem Epithel des Munddaches zusammenhängt. Letztere wird vom Mesoderm durchbrochen und damit eine solide Scheidewand zwischen Nasenhöhle und primitivem Gaumen hergestellt. Im hinteren Abschnitt der Nasentasche wird die Epithellamelle erniedrigt und verbreitert, bis sie schließlich als eine dünne Membran (Membrana bucco-nasalis) erscheint (Fig. 6). Wenn sie zerreißt, ist die hintere Öffnung der Nasentasche oder Choane gebildet. Die Nasenöffnung wird vom medianen und lateralen Stirnfortsatz umgeben.

Fig. 6.



Sagittalschnitt des Kopfes von *Vespertilio murinus* von 8 mm Länge. Vergr. 12/1. Nach Tiemann.

Der Oberkieferfortsatz beteiligt sich weder an der Begrenzung des Nasenloches noch am Abschlusse der Nasenhöhle. Sehr richtig bemerkt Hochstetter, der Oberkieferfortsatz stellt keinen reinen Fortsatz dar, sondern erscheint nur äußerlich als eine wulstförmige Hervorhebung des embryonalen Gesichtes, dessen Mesodermmassen kontinuierlich mit den Mesodermmassen des benachbarten Fortsatzes zusammenhängen.

F. Keibel (11) pflichtete 1893 dem Bericht Hochstetters in allen wesentlichen Punkten bei, nur mit der Einschränkung, daß er die älteren Autoren, vor allem His verteidigt. Er meint, die erste Anlage des primitiven Gaumens komme durch Anlagerung des lateralen Nasenfortsatzes an den medialen Nasenfortsatz zustande. Später dringe der Oberkieferfortsatz bis an den medialen Nasenfortsatz vor und trage wahrscheinlich zur Bildung des primitiven

Gaumens, jedenfalls zur Bildung der Oberlippe bei. Die Beschreibung und Darstellung, welche Ecker und His von der Nasenrinne gaben, beruhe auf sorgfältiger Beobachtung, freilich an schlecht konservierten Objekten. Er habe dieselben Bilder bekommen, wenn er

Fig. 7—9.

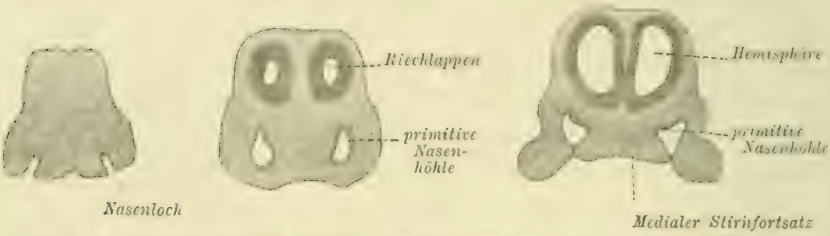
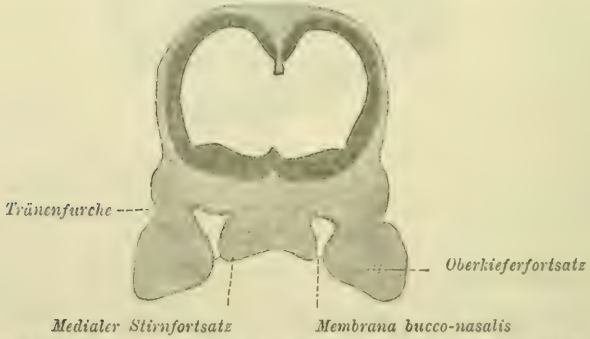


Fig. 7—9. Schnitte durch den Kopf von *Vespertilio murinus*. Vergr. 14/1. Nach Tiemann.

Schweinsembryonen in verdünnter Müllerscher Flüssigkeit leicht macerierte und mit einem Pinsel das Epithel entfernte.

Die Nachuntersuchungen von H. Tiemann (25) an Embryonen

Fig. 10.



Frontalschnitt des Kopfes eines 9 mm langen Kaninchen-Embryos von 13 Tagen. Vergr. 14/1. Nach Tiemann.

von Fledermaus, Hund, Kaninchen, Rind, Schaf, Schwein im Jahr 1896/97 bestätigten die Entdeckung Hochstetters.

Die Frage, wie die Riechfelder in Nasengruben und diese in Nasenhöhlen umgewandelt werden, beantwortet Tiemann im Einklange mit Hochstetter dahin, daß Vorwulstung ihrer Ränder die Riechfelder zu taschenähnlichen Nasengruben gestalte, und daß die stark hervorwachsenden, seitlichen Begrenzungsränder der Nasengruben, nämlich der laterale und mediale Nasenfortsatz sich an dem hinteren Teil der Gruben zusammenlegen und allmählich gegen den vorderen Teil epithelial verschmelzen. Dadurch entstehe der

von Hochstetter angezeigte, allein von den Nasenfortsätzen umschlossene Blindsack der Nasenhöhle und die gegen das oberflächliche Ectoderm ziehende Epithellamelle (Fig. 9). Durchbrechende Mesodermmassen vernichten die epitheliale Verschmelzung der beiden Nasenfortsätze unter dem vorderen Abschnitt der Nasenhöhle und schaffen hier festes Gewebe, während sich im hinteren Abschnitt die Epithelbrücke noch erhält, um durch Auseinanderweichen der Seitenwände in die Membrana bucco-nasalis umgewandelt zu werden (Fig. 6). Wenn sie endlich zerreißt, ist die primitive Choane angelegt. Tiemann betont entschieden, daß die Nasenhöhle bloß von den Nasenfortsätzen und die obere Wand der Mundhöhle nur durch die beiderseitigen Nasenfortsätze nebst mittleren Stirnfortsätzen begrenzt werde. Die Oberkieferfortsätze ständen noch zu weit lateral, als daß sie etwas zum Abschluß dieser Höhle beitragen könnten. Sie überwuchern den lateralen Nasenfortsatz und erzeugen einen Teil der späteren Oberlippe, nachdem die primitiven Choanen entstanden seien.

K. Peter (18) erklärte 1902, die von Hochstetter hervorgehobene Differenz im Verhalten der beiden Nasenfortsätze sei nicht so groß. Sowohl beim Menschen, als Kaninchen beginne die Bildung des Nasenblindsackes im Bereiche der Oberkieferfortsätze und greife später auf die seitlichen Nasenfortsätze über — beim Kaninchen früher und im größeren Umfang, beim Menschen später und in geringerer Ausdehnung. Der Abschluß der Nasenrinne erfolge beim Kaninchen im Bereiche des Oberkiefers, beim menschlichen Embryo begrenze der Oberkieferfortsatz allein den hinteren Nasenblindsack.

Einige Jahre später (1906) schilderte K. Peter (18a) im Handbuche von Hertwig die Anlage der Nasenhöhle als Riechfeld, die Verwandlung desselben in eine tiefe Rinne und die Veränderung derselben durch Auftreten der Gesichtsfortsätze (des inneren bzw. äußeren Nasenfortsatzes und Oberkieferfortsatzes). Im Bereiche des Oberkieferfortsatzes wachsen die Ränder der Nasenrinnen zusammen und vertiefen den hinteren Riechsack der Nasengrube. Die Verschmelzung ihrer Ränder greife bald auf den äußeren Nasenfortsatz über. Im Bereich des geschlossenen Blindsackes buchten sich die inneren Nasenfortsätze kugelig vor und bilden die Processus globulares, die sich mit den Oberkieferfortsätzen vereinigen. Die Gesichtsfortsätze werden beim Abschlusse der Nasenrinne nur epithelial verschmolzen. Wenn die Epithelbrücke, welche den Riechsack längs der Verwachsungsfurche mit dem äußeren Epithel verbindet, durchreiße, trete Bindegewebe in die Rißzone und ver-

einige nun auch die mesodermalen Teile der Gesichtsfortsätze. Nur das Blindende des Geruchsorganes bleibt mit der Epidermis verbunden, hier findet kein Durchbruch von Mesoderm statt. Die Verschmelzungsstelle weitet sich allmählich aus und wird zu der dünnen Membrana bucco-nasalis (Fig. 10). Sie verdünnt sich und reißt ein, so daß die Choanen entstehen. Die zwischen äußerem Nasenloch und Choane liegende Substanzbrücke ist der primitive Gaumen. Derselbe enthält medial das Material der inneren Nasenfortsätze, lateral in seiner hinteren Partie Massen des Oberkieferfortsatzes und in seinem vorderen Teile einen größeren oder kleineren Anteil des äußeren Nasenfortsatzes. Bei Säugern existiert keine primäre Verbindung der Nasenhöhle mit der Mundhöhle, keine Nasenrinne (Hochstetter). Die primitiven Gaumenspalten verlängern sich, der primäre Gaumen wird kurz.

2. Die Metamorphose des Gesichtes.

Der historischen Übersicht lasse ich die Beschreibung einiger ausgewählter Modelle folgen, welche die Metamorphose des Katzengesichtes bezeugen. So stark der Gegensatz zwischen dem kleinsten und größten Stadium (Taf. XII, Fig. 1, 7) auf den ersten Blick erscheinen mag, die eingehende Betrachtung der Zwischenformen (Taf. XII, Fig. 2—6) hat mich belehrt, daß die ontogenetische Formentwicklung in einer, wenn ich so sagen darf, folgerichtigen Weise dem definitiven Zustande entgegeneilt. Man wird aus den mit großer Sorgfalt hergestellten Gesichtsmasken erkennen, daß die bisherige Ansicht von den Gesichtsfortsätzen und ihrer Verwachsung, auch in der von Hochstetter, Tiemann und Peter abgeschwächten Fassung nicht länger aufrecht erhalten werden kann.

Soweit es der verfügbare Tafelraum gestattet, wurden die Masken bei derselben Vergrößerung (18/1) abgebildet (nur das größte Modell ist etwas kleiner, 12/1 dargestellt), weil man das rechte Urteil allein durch Berücksichtigung der wirklichen Größenverhältnisse gewinnt. Die in den Lehrbüchern verbreiteten Figuren leiden an dem Fehler, daß die kleinen Embryonen zu groß und die älteren Stadien zu klein gezeichnet wurden, daher hat man sich manche Einzelheit viel größer vorgestellt als der Wirklichkeit entspricht, z. B. die Verwachsung des Riechgrubenrandes für einleuchtend gehalten, obwohl das Riechfeld ganz minimal klein ist.

A. Das Larvengesicht.

1. Periode.

(Taf. XII, Fig. 1, 2, 3, 1*a*, 2*a*, 3*a*).

Sehr kleine Embryonen entbehren des Gesichtes und zeigen nur einfache Elementaranlagen mit wenigen Merkmalen. Das außerordentlich geringe Volumen ihres Kopfes verbietet die reiche Modellierung des äußeren Reliefs. Das Gehirn bildet die Hauptmasse des Kopfes (Taf. XIV, Fig. 18—21); sein stark gekrümmtes Vorderhirn liegt dem Ectoderm dicht an. Da es sich stark ventral biegt und sehr geringen Abstand vom vorderen Nabelrand hat, so ist die Gesichtsanlage unansehnlich; die Vorderhirnwölbung allein (Taf. XII Fig. 1*a*, 2*a*) drückt dem Kopf sein charakteristisches Larvengepräge auf.

Zuerst fällt die kräftige, vom Vorderhirn veranlaßte Wölbung (*vh*) auf, zu beiden Seiten derselben kleine hügelartige Vorsprünge, die sog. »Oberkieferfortsätze« (*lw*), unterhalb derselben zwei weitere Hügel (*ul*), die sog. »Unterkieferfortsätze«. Die Gesichtsregion besteht also aus fünf höckerartigen Erhebungen. Zwischen ihnen liegt eine ungefähr dreieckige Grube (*mg*), die in den Vorderdarm führt und die embryonale Anlage des Mundes ist, aus der sich später der Lippenmund und die eigentliche Mundhöhle durch weiteres Wachstum entwickeln werden. Ich nenne sie daher auch Mundgrube und hebe besonders hervor, daß der vordere Rand der Mundgrube von der Hirnwölbung nicht abgesetzt ist, bloß die Unterlippenwülste (*ul*) bilden einen deutlichen Rand.

Man hat die Hügel um die Mundgrube bisher »Gesichtsfortsätze« genannt und als Ober- bzw. Unterkieferfortsätze unterschieden. Ich schließe mich diesem Gebrauche aber nicht an. Da in den jungen Stadien noch keine Skeletanlagen auftreten, halte ich es für richtiger, die Skulptur des embryonalen Gesichtes, statt auf die tieferliegenden Knochen, auf die Oberfläche, d. h. die fertige Physiognomie zu beziehen und die Bezeichnungen von den Regionen des Gesichtes zu nehmen, die sich aus den Hügeln entwickeln. Ich werde daher statt »Oberkieferfortsatz« künftig Lippenwangenwulst (*lw*), statt »Unterkieferfortsatz« die Bezeichnung Unterlippenwulst (*ul*) gebrauchen. Der Ausdruck »Wulst« ist vorzuziehen, weil es sich nicht um wirkliche »Fortsätze«, die Rathke sogar mit den Extremitätenstummeln verglichen hat, sondern um ganze leise Modellierungen der Kopffläche handelt, die in der folgenden Zeit nicht kräftiger

vorspringen, sondern abflachend in die Breite wachsen. Sie sehen freilich an den Modellen und den Photographien derselben sehr kräftig aus, allein man muß doch immer bedenken, daß das Konterfei des embryonalen Gesichtes mehr oder weniger vergrößert ist, und daß alle Modelle (bzw. Tafelfiguren) durch die Vergrößerungszahl zu dividieren sind, will man eine rechte Anschauung der reellen Kleinheit ihres Details erhalten.

Bei dem Embryo II (Taf. XII, Fig. 2, 2*a*) ist das Volumen des Kopfes gestiegen und infolgedessen die Gesichtsgegend auch transversal gewachsen. Dadurch sind die einzelnen Abschnitte deutlicher ausgeprägt. Man sieht noch die fünf Wülste in der Umrahmung der Mundgrube (*mg*). Am meisten treten die Unterlippenwülste (*ul*) hervor, welche wie bei Modell 1 durch eine seichte V-förmige Einkerbung geschieden sind. Die Kerbe hat früher zu der Deutung veranlaßt, daß die Unterlippe durch mediane Verwachsung zweier symmetrischer Hälften (= Unterkieferfortsätze) entstehe. Wenn man aber die tatsächlichen Belege für die allgemein geltende Meinung prüft, findet man zur eignen Verwunderung, daß gar keine Beobachtung des Verwachsungsprozesses selbst gemacht wurde, und daß jede Spur einer wirklichen Verwachsungsnaht fehlt. Ich sehe auch keinen genügenden Grund, weshalb man die paarige Natur der unteren Buckel (*ul*) so stark betonen sollte. Mir scheint es viel richtiger, die Unterlippenanlage als einheitlichen Bügel aufzufassen, wie sie dem nicht voreingenommenen Blicke an dem Modell (Taf. XII, Fig. 2*a*) entgegentritt, und die bisher als getrennte Unterkieferfortsätze gedeuteten Wülste als Auswölbung ihrer lateralen Zonen anzusehen.

Die Unterlippe bildet den hinteren Rand der Mundgrube; der vordere Rand, die spätere Oberlippe ist ebensowenig wie im vorigen Stadium skizziert, nur lateral an den Mundwinkeln ist sie als Lippenwangenwulst (*lw*) angelegt. Zwischen diesen ladet der breite Querwulst (*nh*) aus, welcher durch das dicht anstoßende Vorderhirn vorgewölbt ist. His hat ihn »Stirnhaube« genannt. In der weiteren Entwicklung sieht man aber nicht die Stirne, sondern den Schnauzenteil daraus entstehen. Denn die enge Nachbarschaft des Vorderhirns (Taf. XIV, Fig. 19—24) ist nur ein vorübergehender, embryonaler Charakter, der sehr bald durch die Ausbildung der Nasenschläuche und der Augen aufgehoben wird, so daß das Vorderhirn weit vom Ectoderm der sog. Stirnhaube abrückt. Ich lege daher auf den Umstand, daß jetzt die flachen Riechfelder (*rf*), später die Nasen-

löcher (*l*) in dieser Gegend liegen, den Nachdruck und gebrauche statt »Stirnhaube« den Ausdruck »Nasenhaube« (*nh*). Die beiden flachen Einsenkungen der Riechfelder (*rf*) sind wirklich abgegrenzte Facettenflächen zu beiden Seiten der Nasenhaube.

Die unterhalb der Riechfelder einwärts ziehende, ungefähr dreiseitige Ectodermwand ist eine undifferenzierte Larvenanlage. Nach Kenntnis der späteren Stadien betrachte ich sie als gemeinsame Anlage des künftigen Munddaches und des unter den Nasenlöchern entstehenden Lippenabschnittes. Da die Mundhöhle überhaupt noch nicht als wirkliche Binnenhöhle des Kopfes ausgestaltet ist, so bildet ihr Dach die Unterfläche der jetzt durch das Vorderhirn aufgetriebenen Nasenhaube (*nh*), und man sieht von außen bis an die Hypophyse (Taf. XIV, Fig. 20—22). Die flachen Riechgruben erstrecken sich nicht auf das Munddach, wie die älteren Autoren einstimmig angegeben haben. An der lateralen Fläche, dorsal über den Riechfeldern sind die Linsengruben (*lg*) angelegt.

Alles in allem genommen sind an dem kleinen Kopfvolumen wenige Teile räumlich und morphologisch ausgebildet. Die andern, jetzt nicht sichtbaren Abschnitte mögen potentiell vorhanden sein, treten jedoch erst nach stärkerem Wachstum der gesamten Kopfanlage sichtbar vor.

Beide Modelle zeigen noch die geringe Entfernung des Kopfes bzw. der Mundgrube vom vorderen Nabelrand, also den Mangel der Halsregion. Ebenso klein ist die Entfernung des Unterlippenwulstes vom Mittelhirnhöcker.

Weil die Spalten des embryonalen Gesichtes in der pathologischen und chirurgischen Literatur eine so wichtige Rolle spielen, will ich ausdrücklich hervorheben, daß meine Modelle und die ihnen zugrunde liegenden Querschnittserien gar keine Spur wirklicher Trennungsspalten zeigen. Die ganze Gesichtsfläche ist von einer zusammenhängenden Ectodermschicht bedeckt, die unter der Nasenhaube (*nh*) zur Mundgrube (*mg*) eingebuchtet und lateral in Form von Buckeln (*lw*, *ul*) vorgetrieben ist. Infolge dieses Reliefs sind natürlich die Grenzen zwischen den Buckeln als seichte Furchen eingeschrieben; die älteren Autoren hielten sie irrtümlich für »Trennungsspalten«, obwohl es seichte Rinnen der Außenfläche sind, welche nicht gleich Spalten in die Masse des Kopfes eingreifen. Eine Verwachsung derselben könnte niemals stattfinden, weil die ectodermale Gesichtsmaske von allem Anfang an als eine einheitliche Decke über die inneren Organe, speziell das Vorder-

hirn und den Vorderdarm samt dem spärlichen Mesoderm gebreitet ist. Die alten Forscher hatten daher durchaus unrecht, von »Spalten« zu sprechen. Wären welche vorhanden, so könnten sie auf den Querschnitten, die heute nicht bei vierfacher, sondern bei hundertfacher und noch stärkerer Vergrößerung studiert werden, nicht übersehen werden; daher ist es höchste Zeit, daß die Mediziner mit dem alten Irrtum von den Gesichtsfortsätzen und ihrer Verwachsung endgültig brechen.

Die Einfachheit der Kopfanlage erhellt ohne weiteres aus Längsschnitten der Larvenköpfe (Taf. XIV, Fig. 21, 22). Gehirn und Vorderdarm sind die beiden Hauptbestandteile, umhüllt vom spärlichen Mesoderm. Die Sinnesorgane werden an der Oberfläche angelegt, als Riechfelder, Linsen- und Labyrinthgrübchen, während die Augenblasen aus dem Vorderhirn vorwachsen.

Die von der Unterlippe umsäumte Mundgrube führt direkt in den Vorderdarm, welcher in sehr geringer Entfernung von der Ectodermmaske dicht unter dem Mittel- und Hinterhirn zieht. Er stellt einen transversal breiten Schlauch mit sehr schmalem Lumen dar (Textfig. 14, 15). Die Grenze zwischen der Mundgrube und dem Vorderdarm ist an dem kleinen Vorsprunge der dorsalen Wand kenntlich, gegen welchen das Ende der Chorda biegt. Die Bucht vor demselben ist die Anlage der Hypophyse. Als wichtige Tatsache hebe ich noch die Lagebeziehung zwischen Mundgrube und Vorderdarm hervor. Beide stehen fast unter einem rechten Winkel gegeneinander (Taf. XIV, Fig. 20—22).

Bei einem Embryo von 8 mm Sstl. (Taf. XII, Fig. 3, 3*a*) hat das Kopfvolumen bedeutend zugenommen. Die transversale Ausdehnung der Gesichtsmaske ist auf das Doppelte das Maßes von Modell 2 gestiegen, wie man am besten an der breiten Form der Mundgrube (*mg*) und der stark vorgewölbten Nasenhaube erkennt. Die quergedehnte Mundgrube ist bequem zu überblicken. Wenn man das Modell 3 mit Modell 1 und 2 vergleicht, so begreift man, warum die Wangenlippen- und Unterlippenbuckel (*lw* und *ul*) bei den kleinen Embryonen so sehr auffallen. Es ist eben die Medianzone ganz außerordentlich schmal. Beim Embryo des Modells 3 aber sind die seitlichen Buckel durch die Verbreiterung des medialen Gesichtsstreifens (*mf*) mehr voneinander entfernt und imponieren, trotzdem sie größer wurden, nicht mehr so sehr.

An der oberen Begrenzung der breiten Mundgrube wird anfangs wenig geändert. Immer eilt die Unterlippe voraus, sie nähert sich

dem definitiven Zustand, indem mit ihrer Massenentfaltung die mediane Kerbe schwindet. Wer die Modelle 2 und 3 unbefangen betrachtet, wird zugeben, daß eigentlich nichts für einen Verwachsungsprozeß der sog. Unterkieferfortsätze in der Mediane spricht, dagegen alles für die langsame Ausgleichung einer oberflächlichen Kerbe.

Lateral bildet die Unterlippe immer noch die größte Auswulstung der Gesichtsfläche. Davor liegt der Wangenwulst und über diesem springt, durch eine ringförmige Furche abgesetzt, die Hornhaut (*c*) vor. Die seichten Furchen zwischen den Gesichtsbuckeln sind allmählich ausgeglichen, so daß die Gesichtsfläche noch deutlicher als einheitliche, nicht von Spalten zerschnittene Maske erscheint.

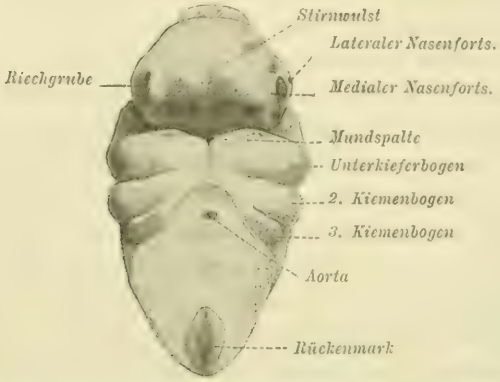
Anstatt der flachen Riechfelder sind zwei Nasenlöcher (*l*) vorhanden, welche in die blind geschlossenen Nasenschläuche hinter der Ectodermmaske führen. Das transversale Wachstum des Kopfes hat die geringe Entfernung zwischen den beiden Riechfeldern von Modell 2 ungefähr auf das Doppelte gesteigert, so daß die Öffnungen, welche die Skizze der Nasenlöcher des erwachsenen Tieres darstellen, doppelt so großen Querabstand zeigen, als die flachen Riechfelder des Embryo 2. Die Strecke (*nlf*) zwischen den Nasenlöchern (*l*) werde ich kurz das Nasenlippenfeld nennen.

Abgesehen von der Verbreiterung herrscht in der Medianzone des Gesichtes eine große morphologische Ruhe. Bei richtiger Stellung des Modells 3 überblickt man immer noch die ganze dorsale Wand der Mundhöhle bis zur Hypophyse, rechts und links begrenzt von zwei seichten, gegen die Hypophyse konvergierenden Furchen, den Grenzen des später auftretenden Mittelraumes.

Die Profilansicht des Modells 3*a* läßt zwischen dem Nasenloch (*l*) und dem Lippenwangenwulst (*lw*) eine feine Einsenkung erkennen, welche die früheren Autoren als Verwachsungsnaht gedeutet haben. Die Modelle sind aber sichere Beweise, daß von einer Verwachsung nicht die Rede sein kann; denn ob wir Modell 3 oder 1 oder noch jüngere Embryonen untersuchen, stets ist das Vorderende des Embryos (Taf. XIV, Fig. 18—21) vom Ectoderm bekleidet und die Ectodermmaske zeigt an der kritischen Stelle keine spaltförmige Unterbrechung, sondern überzieht als einheitliche Decke die Oberfläche der Kopfanlage. Da aber das Vorderhirn die Nasenhaube bzw. das Nasenlippenfeld ventral heraustreibt, so sinkt das Ectoderm von ihm zum Lippenwangenwulste (*lw*) ab. Infolge der lateralen Ausbuchtung desselben entsteht notwendigerweise eine kleine Furche zwischen beiden Regionen.

Zum Vergleich habe ich die Vorderansicht des Kopfes von einem Schweineembryo aus dem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte von O. Schultze hier eingefügt (Fig. 11), damit der Leser sich überzeugen kann, daß diese Zeichnung ebensowenig wie meine Figur

Fig. 11.



Vorderansicht des Kopfes eines Schweineembryos 1 cm lang. Vergr. 10/1. Nach O. Schultze.

(Taf. XII, Fig. 3) oder die jüngeren Modelle (Taf. XII, Fig. 1, 2) das sachliche Recht gewährt, einen medialen und lateralen Nasenfortsatz zu unterscheiden. Nur alte Gewohnheit hat diese falsche Ausdrucksweise bis auf den heutigen Tag konserviert; es ist notwendig, sie endlich vollkommen abzuschaffen.

Fig. 12—15.

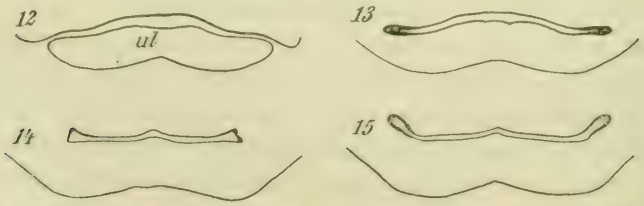


Fig. 12—15. Querschnitte durch die Mund- und Rachenhöhle eines Katzenembryos von 3,3 mm Kpl. und 8 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 3 u. 3*a*). Vergr. 18/1. Der Abstand der Fig. 12—13 beträgt 60 μ, der Fig. 13—14 = 200 μ, der Fig. 14—15 = 100 μ.

Die gemeinsame Betrachtung der drei Profilbilder (Taf. XII, Fig. 1*a*, 2*a*, 3*a*) erhellt, daß die am jüngsten Modell skizzierten Formeigenschaften in konsequenter Weise fortgebildet wurden, während das Volumen des ganzen Kopfes, also auch seine einzelnen Teile stetig zunahmen.

Der Längsschnitt (Taf. XIV, Fig. 22) kann, obwohl er durch einen

etwas älteren Katzenembryo geführt ist, dazu dienen, die Lagebeziehungen der inneren Organe des Kopfes zur äußeren Gesichtsfläche zu erläutern. Die Querschnitte (Fig. 12—15) zeigen die einfache Gestalt des Quermundes (Fig. 12), die niedrige Mundhöhle (Fig. 13), welche noch aller Differenzierung ermangelt, und die einfache Rachenhöhle (Fig. 14, 15).

Die Entwicklung der Nasenschläuche.

Bei Embryonen, welche zwischen Stadium II und III einzureihen sind, findet die Umbildung der Riechfelder in die schmalen blindgeschlossenen Nasenschläuche statt. Embryo II zeigt das Riechfeld (*rf*) am Ectoderm der Nasenhaube (*nh*) gleich einer Facettenfläche ausgeprägt, welche innerhalb eines niedrigen Randwulstes etwas konkav eingesunken ist. Die älteren Autoren haben das Riechfeld nicht gekannt, sondern eine primitive Nasengrube samt einer oberflächlichen, in die Mundhöhle verlaufende Nasenfurche angenommen und den Abschluß infolge Verwachsung der Stirnnasen- und Oberkieferfortsätze gelehrt.

Die neuen Forscher sind aus diesem Vorstellungskreise nicht ganz herausgekommen; denn Hochstetter nannte den Rand des Riechfeldes lateralen, bzw. medialen Stirnfortsatz und glaubte, durch ihre Verwachsung werde der Nasenblindsack erzeugt. Die von ihm zuerst beschriebene Epithellamelle galt ihm als Scheidewand zwischen beiden Fortsätzen. Tiemann vertrat dieselbe Ansicht: der laterale und mediane Nasenfortsatz umschließen den Nasenblindsack, treten als Begrenzungsränder an der Oberfläche hervor, legen sich zusammen und verschmelzen epithelial zu einem Septum, das später vernichtet wird. Peter verlieh dem gleichen Gedanken Ausdruck. Der äußere und innere Nasenfortsatz sowie der Oberkieferfortsatz verschmelzen beim Abschlusse der Nasenrinne erst epithelial. Nach dem Durchreißen des Epithelseptums vereinigen sich auch die mesodermalen Teile der Gesichtsfortsätze.

Um über den Vorgang genaueren Aufschluß zu erhalten, habe ich Teilmodelle der Nasenregion bei 100facher Vergrößerung hergestellt und durch sie die Überzeugung gewonnen, daß die Facettenfläche des Riechfeldes wahrscheinlich weniger durch Vorwölben des Randes als durch plastische Wachstumsenergie des Epithels den in der Kopfmasse, d. h. hinter der Ectodermmaske liegenden Nasenschlauch erzeugen wird. Die objektive Schwierigkeit, den Ansichten von Hochstetter, Tiemann, Peter beizustimmen, liegt für mich in

der geringen Größe und der runden Form des Riechfeldes. Angesichts der Figuren 2, 2*a*, 3, 3*a* Taf. XII, kann ich mir nicht vorstellen, daß der runde Rand des Riechfeldes sich vor dem Lippenwangenwulst zusammenbiege und verwachse. Hochstetter, Tiemann und Peter haben das ebensowenig gesehen, wie ich. Sie vermuten nur diese Bildungsart des Nasenblindsackes, weil sie die zum Ectoderm reichende Epithellamelle desselben für das Produkt einer Verwachsung hielten.

Der schmale Blindsack, welchen das erste Modell (Taf XIII, Fig. 14) nach der Serie des Embryos (Taf. XII, Fig. 3) darstellt, kann nicht das Produkt von einfachen Einsenkungs- und Wulstungsprozessen sein; denn er ist seitlich komprimiert und so eigenartig gebogen, daß sein Formzustand durch einen besonderen Bildungsprozeß hervorgerufen sein muß. Seine schmale Lichtung ist durch das äußere, etwas längliche Nasenloch *l* (Taf. XII, Fig. 3) zugänglich. Der Nasensack reicht aber hinter den oralen Rand des Nasenloches hinaus, in der Richtung gegen das zur Hypophyse aufsteigende Munddach (*md*), und hängt auf dieser, jetzt freilich noch sehr kurzen Strecke mit dem Ectoderm der Nasenhaube untrennbar zusammen durch ein Epithelseptum (*s*), welches Hochstetter, Tiemann, Peter als Folge der epithelialen Verklebung der Nasenfortsätze deuteten. Ich kann mich jedoch nicht damit einverstanden erklären, daß in dieser Gegend eine Verschmelzung von ursprünglich getrennten Epithelflächen zum Epithelseptum stattgefunden habe, und zwar aus dem Grunde nicht, weil die Längsachse des offenen Riechfeldes bei Modell 2 fast so groß ist, als der Durchmesser des Nasenloches bei Modell 3. Daher glaube ich, daß der leicht gewulstete Rand des Riechfeldes (*rf*, Taf. XII, Fig. 2) nicht als Rand der Riechgrube, sondern als Rand des Nasenloches anzusehen ist. Man hat seine Natur bloß verkannt, weil die später von ihm umfaßte Lichtung des Naseneinganges in den jungen Stadien wegen der flachen Spannung des Epithelbezirks, welcher als Ectodermfacette (*rf*) den Mutterboden des Nasenschlauches darstellt, noch nicht vorhanden ist. Jedenfalls gewähren die Modelle kein Recht, der bisher gebilligten Behauptung beizupflichten, daß die Ränder der Riechgruben miteinander verwachsen. Ich beziehe den Zustand der Nasenanlage vom Modell 2 auf den Zustand des Modells 3 (bzw. der Fig. 14) durch die Annahme, die Zellen des Riechfeldes hätten kraft lebhafter Teilung einen schmalen Epithelsack erzeugt, während der Rand der Riechfacette an der Gesichtsfläche fast unverändert blieb, höchstens sich

ein klein wenig zusammenzog. Die ganze Ectodermmaske des Larvenkopfes scheint mir etwas hervorgetrieben, d. h. ihr Abstand vom Vorderhirn größer geworden zu sein. So wurde Raum für den einwachsenden Nasenblindsack geschaffen und das Nasenloch zugleich etwas verengt. Das ganze Riechfeld hat übrigens einen außerordentlich geringen Flächeninhalt. Der Durchmesser ist bloß 300 μ lang. Wenn wir in vielen andern Fällen beobachten, wie die komplizierten Höhlen mancher Organe durch die plastische Gestaltung eines ebenso kleinen und vielleicht noch winzigeren Epithelbezirks entstehen, warum sollte gerade bei der Nase nicht möglich sein, was sonst allgemeine Regel ist?

Ich sehe auch keinen Anlaß, bei der Beschreibung des Embryonalgesichtes (Fig. 1, 2, 3, Taf. XII) von »Nasenfortsätzen« zu sprechen, aus dem gleichen Grunde, weshalb ich oben (S. 25) den Gebrauch des Ausdruckes: »Gesichtsfortsätze« bekämpfte. Denn das Relief ist viel zu klein für die derben Bezeichnungen. Ich kann bloß leise Niveauunterschiede an dem Nasenbezirke der Ectodermmaske, bzw. ihrer mesodermalen Füllmasse gewahren und halte es für falsch, wenn man an den Schnittbildern einen willkürlich herausgerissenen Teil der Mesodermzellen den »Nasenfortsatz« nennt. Jedenfalls sind die reellen Bezirke in so engen Dimensionen befangen, daß die Analogie der Wundheilungsprozesse zum Verständnis des normalen Entwicklungsverlaufes nicht angerufen zu werden braucht. Es ist viel einfacher, den Rand des Riechfeldes als Anlage des definitiven Nasenloches anzusprechen und ferner anzunehmen, daß an seiner gegen das künftige Munddach gekehrten Seite eine stärkere Anhäufung von Ectodermzellen geschehe, welche mit dem Wachstum sowohl der Nasentasche als der Gesichts- und Mundwand in einen Epithelstreifen, eben das von Hochstetter entdeckte sog. Septum (*s*) ausgezogen werde. Die Wachstumsrichtung des Nasensackes ist, wie Modell 14 (Taf. XIII) zeigt, nicht senkrecht, sondern parallel zum Ectoderm der Nasenhaube bzw. Mundgrube gestellt.

Im Modell Fig. 15 (Taf. XIII) hat sich der Nasensack unter bedeutender Größenzunahme komplizierter gestaltet. Für unsre Betrachtung ist sein Längenwachstum am meisten wichtig; denn dadurch wurde das hintere Ende vom Nasenloch (*l*) entfernt und die Epithelmauer lang ausgezogen. Dicht hinter dem Nasenloch ist am Modell eine kleine Lücke *t*, weil die Verbindungsbrücke mit dem äußeren Epithel auf eine Strecke von 0,120 mm unterbrochen ist.

Damit sind zwei Stellen geschieden, mittels welcher der Nasenschlauch an dem Ectoderm hängt: das Nasenloch im Gesichte und eine hintere, zur Membrana nasobuccalis werdende Haftstelle.

Das dritte Modell Fig. 16 (Taf. XIII) zeigt einen noch längeren Nasenblindsack und beweist so das energische, in der Nasenlippengegend des Kopfes stattfindende Wachstum. Die Lücke *l* des sog. Verwachsungsseptums ist viel größer geworden, nicht bloß durch Zerstörung der Epithellamelle, sondern sicher auch durch Wachstum der Kopfmasse in der Lücke und ihrer nächsten Umgebung. Die Membrana nasobuccalis (*nb*) an der hinteren Haftstelle des Nasenschlauches, welche an der aufgebogenen Strecke des Munddaches (*md*) liegt, am Modelle jedoch nicht sichtbar ist, stellt jetzt einen dünnen Epithelbezirk dar und scheidet noch die schmale Nasenlichtung von der Mundhöhle. Ein andres, nicht abgebildetes Modell von ähnlicher Größe zeigt bereits die offene Choane.

Beim vierten Modell Fig. 17 (Taf. XIII), das aus einem Katzenembryo etwa gleicher Größe wie Fig. 5 (Taf. XII) isoliert wurde, ist der Abstand des Nasenloches *l* und der Choane *ch*, sowie des Nasenschlauches vom Ectoderm wesentlich gestiegen, so daß in der weiß erscheinenden Lücke *l* starke Mesodermmassen eingekeilt sind. Die Choane hat sich bedeutend verbreitert.

Bei unbefangener Betrachtung der Modelle (Fig. 14—17, Taf. XIII) wird man sich des Eindruckes nicht erwehren können, daß die Entwicklung des Nasenschlauches in der Tat ein selbständiger Modellierungsprozeß ist, der mit der Verwachsung von Nasenfortsätzen nichts zu tun hat. Darum schlage ich vor, die traditionelle Ausdrucksweise endlich zu beseitigen.

2. Periode.

(Taf. XII, Fig. 4, 4*a*, 5, 5*a*.)

Zusammenfassend beschreibe ich nun die Gesichtsmodelle zweier Katzenembryonen von 10 und 11 mm Nstl. Das allgemeine Körperwachstum äußert sich in der Kopfgegend auf folgende Weise:

Der Abstand der Mundspalte vom Nabelrand ist mehr als doppelt so groß. Die Lippenwangen- und Unterlippenwülste, welche die Plastik der vorigen Periode beherrschten, sind durch transversales Wachstum abgeglichen, so daß die Umrandung des Mundes von einheitlichen, lippenähnlichen Wülsten gebildet wird. Über der flachen Unterlippe (*ul*) wölbt sich ein gleichsinnig gekrümmter Bogenwulst

ol), der als Anlage der künftigen Oberlippe anzusprechen ist. Diese wichtige Veränderung wird hauptsächlich durch Vorgänge im Nasenlippenfeld zwischen den Nasenlöchern (*l*) veranlaßt, indem die bisher (Taf. XII, Fig. 3) schwach eingedellte Breitfläche (*nlf*) desselben ein klein wenig distal vorgetrieben wurde, so daß sie die Unterlippe überragt. Der Einblick in die Mundhöhle wird dadurch um so mehr benommen, als zugleich die Unterlippe gegen die neugeschaffene Oberlippe und das hinter der Oberlippe einwärtsziehende Munddach vorwächst. Daher spielt letzteres im Relief der Gesichtsmaske keine Rolle mehr. Stärkeren Zuwachs erfahren auch die beiden Wangenwülste oberhalb der Mundwinkel. Der am Modell 3 hinter dem Lippenwangenwulst auffallende Buckel, der wie eine Fortsetzung der Unterlippe erschien, ist verstrichen.

Obwohl im Nasenlippenfelde nur eine einfache Vorwölbung der medianen Partie geschah, sind die Folgen auf dem Gesamthabitus der Mundgegend recht bedeutend; denn damit ist die Anlage der vollständigen Oberlippe, welche vorher bloß durch die seitlichen Buckel (*lw*) angedeutet war, vervollständigt, aber nicht durch Verschmelzung der sog. Stirn- und Oberkieferfortsätze, sondern durch kräftige Wulstung des Nasenlippenfeldes, während die Kopfanlage allseitig zunahm. Der Zustand des Lippenmundes wird also in zwei Etappen erreicht: zuerst waren die lateralen Partien zwischen Mundgrube und Auge als Wangenlippenwulst (*lw*) bei den jüngsten Embryonen (Taf. XII, Fig. 1, 2) skizziert, später (Taf. XII, Fig. 3) ist das mediane Nasenlippenfeld zwischen beide eingeschaltet und vorgewölbt worden. In der Profilansicht (Taf. XII, Fig. 3*a*—5*a* der Modelle sind diese Veränderungen besonders schön zu sehen.

Zugleich wurde auch der median eingezogene Streifen zwischen Nabelrand und Unterlippe vorgewölbt. Diese an sich unbedeutende Tatsache steht in erfreulichem Einklange mit meiner Auffassung, daß das Nasenlippenfeld vorgetrieben sei. Der Unterschied zwischen den Embryonen 3 und 5 gipfelt eben hauptsächlich in der Reliefveränderung des medialen Streifens, der zwischen den Nasenlöchern und dem Nabelrand liegt. Das treibende Moment für den Fortschritt der Modellierung muß in der Entfaltung der Nasenschläuche hinter der Ectodermmaske, sowie im Wachstume der Mesodermmassen an der ventralen Mund- und Rachenwand gesucht werden.

Bei Modell 4 und 5 ist durch die Vorwölbung der Nasenlippe das Munddach von der Außenfläche der Nasenhaube abgegrenzt.

Da auch die Unterlippe gegen den Rand der Oberlippe vorrückt, so ist die Mundhöhle nach außen abgeschlossen.

Mit dem Wachstum des Kopfes steigt die Größe der Mundhöhle und die Entfernung der Hypophyse vom Lippenrand.

Die Nasenschläuche sind in diesem Stadium (Taf. XIII, Fig. 17) noch sehr klein und plump modelliert: Nasenloch und Choane liegen einander eng benachbart. So einfach das Relief ihrer Außenfläche erscheint, seine Beziehungen zu dem fertigen Zustand, den Blendinger (4) beschrieben hat, kann man doch sicher erkennen, wenn man viele Modelle aus der Entwicklung der Nasenschläuche vor sich hat.

Leider konnte ich nicht so viele Abbildungen geben, um meine Behauptung anschaulich zu belegen. Aber an der medialen Ansicht des Modelles (Fig. 17, Taf. XIII) sieht man vom Nasenloch (*l*) die Muschelregion (*M*) schräg aufsteigen und an ihrer medialen Wand die rinnenförmige Ausbuchtung (*i*) des Jacobsonschen Organes hängen. Seichte Einbuchtungen der nicht abgebildeten Lateralwand des Nasenschlauches künden bereits den künftigen Nasoturbinalwulst, das Saktergesimse, den Maxilloturbinalwulst und Aulax an, der oberste Höcker (*Pc*) wird zur vordersten Tasche (Procribrum) der Cribralregion entwickelt, freilich nach der lateralen in Fig. 17 nicht sichtbaren Seite ausladend. Der Vorsprung (*hc* ist die Gesamtskizze des hinteren Cribralabschnittes, aus welchem das Mesocribrum und Metacribrum entstehen werden.

B. Das Katzengesicht.

(Taf. XII, Fig. 6, 6*a* und 7, 7*a*.)

Wer die Modelle 4—6 nebeneinander sieht, erkennt sofort die bedeutsame Verwandlung der Gesichtsmaske. Im Modell 6 klingen Charaktere des Katzengesichtes leise an, dank geringen Modifikationen der vorhergehenden Plastik. Starke Kontraste sind am Modell 6 nicht nachzuweisen, höchstens, daß sich die Oberlippe (*ol*) besser ausprägt und nicht mehr in einem so flachen Bogen spannt, wie bei Modell 4 und 5; auch ihre Breite hat unbedeutend zugenommen. Die Unterlippe (*ul*) springt ebenfalls stärker vor. Die Entfernung des Mundspaltes vom Nabel ist mit der transversalen Entfaltung des Kopfes gestiegen. Am meisten wird die Veränderung der gesamten Physiognomie, die besonders in der Profilansicht bemerkbar ist, durch die schnauzenartige Erhebung der um die Nasenlöcher liegenden Region veranlaßt, welche sich von der Stirngegend

absetzt (Taf. XII, Fig. 6*a*). Der Wangenwulst ist viel breiter geworden, da der Abstand des unteren Augenrandes vom Lippenwinkel um die Hälfte gestiegen ist. Dadurch wurde Raum geschaffen, um die Oberlippe der definitiven Form zu nähern und von dem Wangenvorsprung unterhalb des Auges durch eine seichte Delle abzugliedern.

Das letzte Modell (Taf. XII, Fig. 7) zeigt bereits die wirkliche Katzenphysiognomie. Während beim Larvengesicht das Vorderhirn den vor der Mundgrube bzw. dem Quermunde liegenden Abschnitt beherrschte, tritt es durch die Entfaltung der Nasenlippengegend allmählich in den Hintergrund. Dafür spielen jetzt der Mundrand, die Lippen samt den Nasenlöchern eine wesentliche Rolle, indem sie sich schnauzenartig vorschieben. Das Gesicht, das bisher in der Ventralansicht wie eine flache hufeisenähnliche Querzone erschien, ist kegelförmig verlängert, das breite Maul von konvex gekrümmten Lippen begrenzt. Die Veränderung ist hauptsächlich durch das kräftige Auswachsen des am vorigen Modell (Taf. XII, Fig. 6) auftretenden Schnauzenhügels sowie der Lippengegend geschehen. Dadurch schob sich die ganze, vor den Augen liegende Region mit den Mund- und Nasenöffnungen als Schnauze vor. Die Unterlippe teilte diese Wachstumsenergie, so daß sie über die Mundwinkel wie ein bügelförmiges Gebilde aufragt. Die klaffenden Lippenränder lassen die Zungenspitze etwas herausschauen. Der Abstand der Nasenlöcher vom Lippenrand hat zugenommen. Die Wangengegend ist nicht mehr aufgewulstet und die bei Modell 6 beschriebene Eindellung ausgeglichen.

Der Überblick über die Gesichtsmasken (Fig. 1—7 Taf. XII beweist, daß die wirklichen Vorgänge anders sind, als wir sie gewöhnlich schildern hören. Das embryonale Geschehen besteht weder in der Verwachsung von Fortsätzen und getrennten Anlagen noch in der Beseitigung von Spalten, wie man vor 50 Jahren meinte; es besteht vielmehr in einer sorgfältigen und konsequenten Durchmodellierung der Gesichtsfläche, welche an das steigende Volumen des Kopfes gebunden ist. An den kleinen Anlagen der ersten Stadien werden Zonen, welche später ansehnliche Flächen des Gesichtes bilden, als winzige, bloß durch die starke Vergrößerung der Rekonstruktion grell vorspringende Unebenheiten oder wie man früher sagte »Gesichtsfortsätze« angelegt, während andre Abschnitte, z. B. der Vorderrand des Mundes vollkommen fehlen. Die Einfügung des letzteren (Fig. 3) und seine Entfaltung führt die starke Metamorphose des Larvengesichtes herbei (Fig. 4 u. 5).

Dann geht durch die Entwicklung der Mund- und Nasenhöhle die ebene Gesichtsfläche in den Formzustand der Schnauze über. Alle Veränderungen schließen so innig aneinander, daß sich kaum eine wirkliche Grenze zwischen den Stadien ziehen läßt, wenn nicht die Zufälligkeit des Embryonenmaterials einen Ruhepunkt der Analyse erzwingt.

II. Die Entwicklung der Mundhöhle.

1. Die herrschende Lehre.

Der Gaumen ist uns allen in Vorlesungen und Lehrbüchern als das Produkt einer Verwachsung geschildert worden, welche am primitiven Munddache sich abspielt und die Gaumenrinne durch Aufrichten und Verschmelzen der Gaumenfortsätze in den Ductus nasopharyngeus umwandelt.

Diese Ansicht wurde zuerst von Dursy (5) eingehend begründet, und seine Darstellung ist zur geltenden Schulmeinung erhoben worden. Er hielt zwei abgerundete Längswülste, welche aus dem medianen Teil des Oberkieferfortsatzes hervorgehen und von der Zwischenkiefergegend bis an die Seitenwand des Schlundkopfes reichen, für die erste Anlage des sekundären Gaumens. Dieselben wachsen vertikal abwärts und fassen die der Schädelbasis und dem primitiven Gaumen angeschmiegte Zunge zwischen sich. Nachdem die Zunge aus der Gaumenrinne zurückgezogen sei, richten sich die vorher vertikal absteigenden Gaumenplatten auf und nehmen eine horizontale Richtung an. Eine Zeitlang bleiben sie durch einen an verschiedenen Stellen ungleich breiten Spalt geschieden. Später wachsen sie einander bis zur Berührung, endlich zur Verschmelzung in medianer Naht entgegen, welche hinter dem Zwischenkiefer beginnt und rück- und vorwärts fortschreitet.

His (8*b*) ging ebenfalls von der eigentümlichen Tatsache aus, daß die Zunge in der Gaumenanlage förmlich eingeklemmt wird, ihr Rücken die Schädelbasis berührt und ihre Spitze dem hinteren Naseneingange anliegt. Gegen Ende des zweiten Monats bestehe noch ein doppelseitiger physiologischer Wolfsrachen mit Tiefstand der Gaumenplatten und Hochstand der Zunge. Die Umlagerung der Gaumenplatten erfolge am Ende des zweiten oder Beginn des dritten Monats. Dann stehen die Platten mit zugekehrten Rändern über der Zunge, ihre Verwachsung schreitet langsam von vorn nach rückwärts fort. Bei einem Fetus von 51 mm SSl. ist der vordere

Teil der Gaumenplatten glatt verwachsen; rückwärts findet sich eine Strecke mit epithelialer Verklebung und dahinter eine klaffende, an Breite rasch zunehmende Spalte. His meinte, das Emporsteigen der Gaumenplatten könne unter diesen Umständen nur erfolgen, wenn die Zunge zuvor ausgewichen sei, und stellte sich vor, daß das Ausweichen durch aktive Muskelkontraktion d. h. Senken des Unterkiefers und Bewegung der Zunge eingeleitet werde. Es sei denkbar, daß die Hebung der Gaumenplatten nicht auf beiden Seiten zugleich erfolge, sondern daß die Zunge erst nach der einen, dann nach der andern Seite Raum schaffe. Sein Präparat des menschlichen Embryos *Mr* von 8 Wochen entspreche einer solchen Übergangsphase, in der der Prozeß einseitig begonnen habe, aber noch nicht vollendet sei. Querschnitte durch die Mundhöhle zeigen die Zunge sehr schräg gestellt. Die Zungenspitze stehe beinahe vertikal und ihr rechter Rand dränge sich am Gaumenfortsatz vorbei bis zum unteren Teil der Nasenhöhle empor. Links stehe der Gaumenfortsatz über der Zunge.

Im Gegensatz zu Dursy behauptete 1895 J. Nussbaum (17) nach Untersuchungen an Hundeembryonen, daß die Gaumenplatten nicht direkt miteinander verwüchsen. Die Nasenscheidewand beteilige sich an der Bildung des harten Gaumens, indem sie sich zwischen die Gaumenplatten schiebe und mit diesen verschmelze.

Er sagt: »Beim Hunde wächst im vorderen und mittleren Teile der primitiven Mundhöhle der untere Rand der Nasenscheidewand so früh nach unten, daß ihr unterer sehr breiter Teil zwischen die Gaumenplatten kommt, bevor sie sich gegeneinander nähern. Daher treffen beide Gaumenplatten in der Mittellinie nicht zusammen, sondern verschmelzen direkt mit den unteren seitlichen Teilen der Nasenscheidewand, und die untere freie breite Fläche des Septums beteiligt sich direkt an der Bildung des Mundhöhlendaches. Die Verschmelzung der Gaumenplatten mit der Nasenscheidewand erfolgt in der Richtung von vorn nach hinten. Die Stensonschen Gänge sind Reste der embryonalen Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle, d. h. der beiden durch die Nasenscheidewand getrennten Gaumenspalten. Die unteren Mündungen der Stensonschen Gänge sind aber beim Hunde nicht Reste der Gaumenspalten. Vielmehr verschwindet das Lumen in ihnen, so daß sie durch einen kleinen soliden Strang mit dem Epithel des Gaumens zusammenhängen. Gleichzeitig erscheint etwas nach vorn eine kleine hohle Einstülpung des Gaumenepithels beiderseits von der Gaumenpapille,

welche nach oben, hinten und etwas nach außen wächst, bis ihr hinteres Ende sich mit dem unteren nach vorn gekehrten Endteile des Stensonschen Ganges vereinigt.

A. Pölzl (19) verwarf die Meinung von His (6b), daß bei der Umlagerung der Gaumenplatten aktive Muskelbewegungen mitspielen, und vertrat die Ansicht, die Umlagerung erfolge durch Wachstumsdifferenzen verschiedener Kopfbezirke.

Bei menschlichen Embryonen zwischen 17—37 mm SSl. erfahre das Gesicht und die Schädelbasis wichtige Veränderungen. Zunge und Unterkiefer sind zunächst klein. Wurzel und Rücken der Zunge stoßen dicht an die Schädelbasis. Die plumpe Zungenspitze liege im hinteren Teil der Mundhöhle, hinter dem Ende des Zwischenkiefers. Durch fortschreitendes Wachstum komme sie unter den Zwischenkiefer, schließlich unter die Oberlippe, und der Zungenrücken werde stark gekrümmt. Auch der Unterkiefer gelange durch starkes Wachstum vor die Ebene der Schnauze, so daß die Zungenspitze auf der Alveolarleiste des Unterkiefers liege.

Die Gaumenplatten entstehen als niedrige Leisten hinter dem Zwischenkiefer, d. h. im hinteren Teile der Mundhöhle.

Die Teilung des Nervus palatinus gebe die Grenze zwischen hartem und weichem Gaumen an. Die Anlage des harten Gaumens sei nach innen unten gerichtet und liege unter den Seitenteilen der Zunge, während die Anlage des weichen Gaumens senkrecht neben der Zunge absteige. Durch Wachstumsdifferenzen im Gesicht und der Schädelbasis gelange die Zunge endlich so weit nach vorn und unten, daß der Zwischenkiefer sowie die Anlage des harten Gaumens über ihr, der weiche Gaumen hinter ihr liege. Die Platten des harten Gaumens ändern dann ihre Form und wachsen oberhalb der Zunge in horizontaler Richtung median. Ihre vordersten Teile treffen sich eine Strecke hinter dem Zwischenkiefer; von da setzen sie sich nach vorn in zwei, jetzt erst vom vordersten Teile der Oberkiefer gegen die Mitte auswachsende Platten fort, die den Zwischenkiefer unterlagern und mit ihm die Stensonschen Gänge einschließen. Die Verwachsung des harten Gaumens schreite nach vorn und rückwärts fort, zugleich verwachse mit ihm das länger gewordene Septum; auch der weiche Gaumen schließe sich teilweise. Also werde die Schließung des sekundären Gaumens dadurch ermöglicht, daß die Zunge aus dem Raume zwischen den Gaumenplatten nach vorne hinauswachse, ohne von rückwärts in denselben hineinzugelangen.

Pölzl macht zugunsten dieser Behauptung geltend, daß die Bildung des sekundären Gaumens von den Amphibien bis zu den niederen Säugetieren durch Vorwachsen der Gaumenplatten in horizontaler Richtung geschehe. Die Annahme von Stellungsveränderungen der Gaumenplatten sei sehr wenig wahrscheinlich, ebenso die plötzliche Veränderung, wenn die Zunge sich durch Muskelaktion nach unten zurückziehe und die Gaumenplatten sich aus der vertikalen Stellung zur horizontalen aufrichten. Die Annahme aktiver Muskelkontraktionen bei Embryonen von 28—30 mm SSl. sei sehr gewagt. Die Zunge könnte infolge Wachstumsdifferenzen der Umgebung auch ohne aktive Bewegungen in ihre definitive Lage rücken. Zwischen den Gaumenplatten liege ein viel geringerer Teil der Zunge, als His vermutete, welcher auch die Höhe der Gaumenplatten und die Ausdehnung der Anlage des harten Gaumens überschätzt habe. Der größere Teil der Gaumenplatten gehöre dem weichen Gaumen an. Da die Richtung des in den weichen Gaumen einstrahlenden Ramus posterior des Nervus palatinus unverändert bleibe, auch wenn der harte Gaumen bereits über der Zunge liege, könne der weiche Gaumen nicht hinaufklappen. Der weiche Gaumen entstehe zweifellos durch Vorwachsen der Gaumenplatten zu schief frontal gestellten, von vorn oben nach hinten unten geneigten Platten. Wenn der weiche Gaumen sich durch direktes Vorwachsen gegen die Mitte schließe und ebenso der Teil des harten Gaumens, der den Zwischenkiefer unterlagert, so sei es unwahrscheinlich, daß der dazwischenliegende Teil des harten Gaumens sich auf eine völlig andre Weise schließe, zumal dieser Abschnitt gerade am kleinsten sei.

G. Schorr [22] kommt auf Grund seiner Studien an Affen-, Maulwurf-, Menschen-, Schwein-Embryonen zu Resultaten, die teilweise die Meinung von Dursy und His, andrerseits die Angaben von A. Pölzl bestätigen.

Die Anlage des sekundären Gaumens wachse weiter aus und ändere mit der Zeit ihre Lage, indem sie beiderseitig und gleichzeitig allmählich die horizontale Richtung annehme.

Die Gaumenumlagerung sei das Resultat einer Reihe komplizierter Prozesse, die auf dem Prinzip ungleichen Wachstums basieren. Es finde also nicht, wie A. Pölzl meint, eine Formänderung des an der früheren Stelle bleibenden Gaumens statt; denn bisher wurde kein Übergangsstadium beobachtet, wo die Zunge gesunken war und die Gaumenplatten anfingen, ihre Form zu wechseln. Die Zunge und die Gaumenplatten spielen in dem Prozesse der Umlagerung

ganz selbständige, streng koordinierte Rollen. Gegen His, welcher der Zunge eine leitende, dem Gaumen eine untergeordnete Rolle zusprach, hebt Schorr die Autonomie der Gaumenumlagerung hervor: denn er habe ein Stadium bei *Cercocebus cynomolgus* beobachtet, wo die Zunge noch über dem schon horizontalen Gaumen steht, ferner habe er bei Nasenaffen die Gaumenplatten über das horizontale Niveau cranialwärts umbiegen sehen. Der sekundäre Gaumen wachse anfangs nach innen und unten. Weiter aber müsse zu dieser Richtung der lebendigen Kraft eine neue, in Kreisrichtung wirkende Kraft kommen, deren Centrum nahe dem sog. primären Gaumen liege. Diese Kraft sei das Resultat einer lebhaften Proliferation des Mesenchyms, eines relativ anhaltenden Wachstums des medialen Teiles des sekundären Gaumens und eines Höhenwachstums des Oberkiefers, welches bis zur Verschmelzung der horizontalen Gaumenplatten anhalte. Der sekundäre Gaumen könne die horizontale Lage recht lange Zeit auch ohne Stütze beibehalten.

Mit A. Pölzl nimmt er an, daß Lageveränderungen der Zunge dem sekundären Gaumen die Möglichkeit gäben, die horizontale Stellung zu erreichen. Das Sinken und das Längenwachstum der Zunge sowie die Tendenz des Gaumens, sich emporzurichten, ermöglichen ein langsames Gleiten zwischen der Seitenfläche der Zunge und der Medialfläche der Gaumenplatte, eine beständige Anpassung aneinander und daneben eine allmähliche Umlagerung eines Teiles nach dem andern von vorn nach hinten.

2. Die Metamorphose der Mundhöhle.

A. Die Gaumenrinne.

Mit der Ausgestaltung der äußeren Physiognomie gehen sehr bedeutende Veränderungen der Mundhöhle einher, die durch die Volumsteigerung des Kopfes und aller seiner Bestandteile ermöglicht werden. Ich habe den Vorgängen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, indem ich bei der Ausführung der Gesichtsmodelle jedesmal das Epithel der Mund- und Nasenhöhle zeichnete und in Wachs ausschnitt, so daß die Modelle nicht bloß die Ectodermmaske des Gesichtes, sondern auch die Ausdehnung der durch Nasenloch und Mund zugänglichen Höhlen bzw. deren epitheliale Wand (Taf. XII, Fig. 8—10) wiedergeben. Außerdem habe ich mehrere Spezialmodelle der Epithelwand von Mund- und Nasenhöhle älterer Embryonen (um 20 mm Nstl.) bei stärkerer Vergrößerung hergestellt (Taf. XIII, Fig. 11, 12, 13), um die Bildung des Gaumens zu ergründen.

In den Gesprächen mit mir hatte mein verehrter Lehrer öfters den Umstand getadelt, daß die meisten Bearbeiter der Gaumenfrage ihr Interesse einseitig auf die Gaumenfortsätze konzentrierten. Er habe daher schon vor zwei Jahren von G. Aulmann eine gründliche Berücksichtigung der andern Merkmale anstreben und die Ansicht vertreten lassen, daß die Gaumenfortsätze die Mundhöhle in drei Abschnitte, den Mittelraum (oder Gaumenrinne) und die beiden Kaunischen teilen. Seinen Fingerzeigen folgend habe ich die Entstehung und die Metamorphose des Mittelraums eingehend verfolgt.

Bei den jungen Embryonen (Taf. XII, Fig. 1, 2, 3; Taf. XIV, Fig. 20, 21) ist die Rachenmembran (Taf. XIV, Fig. 18, 19) zerstört und die seichte Mundgrube als ein kurzer und weiter Vorraum des flachgedrückten Vorderdarms entstanden. Ihre äußerlich sichtbaren Eigenschaften sind oben (S. 25) geschildert. Die Grenze beider Abschnitte ist wenigstens an der dorsalen Wand durch die Hypophyse gesteckt. Mundgrube und Vorderdarm sind winklig gegeneinander gestellt. Man erkennt das nicht bloß an den Längsschnitten, sondern auch an der mesodermalen Fläche der Gesichtsmasken (Taf. XII, Fig. 8—10), von denen Fig. 8 und Fig. 10 die Innenseite des in Fig. 4, bzw. in Fig. 5 dargestellten Katzengesichtes zeigt. Das Munddach steigt von der Oberlippe in einer zur Gesichtsfläche ziemlich schrägen Richtung bis zur Hypophyse (*h*) auf und geht hier fast unter einem rechten Winkel in den parallel dem Hinterhirn verlaufenden Vorderdarm (*vd*), dessen Paukenhöhlenanlage (*et*) an den Modellen deutlich sichtbar ist. Hinter den Paukenhöhlentaschen biegt der Schlund in der Gegend des Kehlkopfes wieder fast unter einem rechten Winkel ab (Taf. XIV, Fig. 23), um als Speiseröhre in den Rumpf einzutreten.

Die Mundhöhle der rekonstruierten Modelle (Taf. XII, Fig. 8—10) stellt keinen einheitlichen Raum mehr vor; denn sie beginnt sich in die drei von Aulmann unterschiedenen Abschnitte zu gliedern, die vorderhand kurzen, an den Modellen (Taf. XII, Fig. 8—10) noch nahe der inneren Maskenfläche liegenden Anlagen der Kaunischen (*kn*) und den tiefer einragenden Mittelraum (oder Gaumenrinne). An der rechten Seite der Modelle (Taf. XII, Fig. 8—10) ist durch den starken Schatten die Eindellung des Munddaches kenntlich, welche den Mittelraum beiderseits von der Kaunische (*kn*) abhebt, und man sieht das Dach des Mittelraumes in stärkerer Wölbung über die transversal gerichteten Kaunischen hervortreten. Meine Modelle decken sich nach allen wesentlichen Formcharakteren mit den Rekonstruktionen von Aulmann (2, Taf. VI, Fig. 33, 36): ebenso wie an

dessen Modellen zieht der hintere Rand der lateral ausladenden Kaumuskeln medial gegen den Vorderdarm, welcher abgesehen von den lateralen Aussackungen der Paukentaschen weniger breit ist, als die Mundhöhle.

Die beiden Nasenschläuche (*N*) liegen als schmale Epithelsäcke vor der Mundhöhle. Wir sehen (Taf. XII, Fig. 8—10) hauptsächlich auf ihre dorsale, später zum Cribrum entfaltete Kante. Ihr Choanengang (*cg*) steht ziemlich senkrecht auf dem vorderen, von AULMANN parachoanale Wand genannten Bezirke (*pch*) des Mund- bzw. Mittelraumdaches und mündet hier durch die Choanen (Taf. XII, Fig. 5).

Am Mundboden ist die Dreigliederung der Mundhöhle gleichfalls abzulesen. Ein kleiner stumpfer Wulst, die Zungenanlage (*z*), springt

Fig. 16—18.

Fig. 16—18. Querschnitte durch die Mundhöhle eines Katzenembryos von 6,6 mm Kpfl. und 11 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 5 u. 5*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 16—17 = 180 μ, der Fig. 17—18 = 360 μ. *ul* Unterlippe; *z* Zungenwulst.

als solides Gegenstück in den dorsal ausgebogenen Mittelraum. Ihre freie Spitze hinter der Unterlippe liegt der kurzen parachoanalen-Wand gerade gegenüber. Die Querschnitte (Fig. 16—18) bezeugen das eben geschilderte Relief der Mundwand durch einfache Konturlinien. Die Neigung der parachoanalen Wand (*pch*) des Mittelraumes gegen den Rachen oder die äußere Gesichtsfläche scheint individuellen und specifischen Verschiedenheiten zu unterliegen. Wenigstens steigt sie bei einem Katzenmodelle (Taf. XII, Fig. 9) und bei den Schafmodellen (AULMANN Taf. VI, Fig. 33—35) ziemlich steil, bei den andern Modellen (Taf. XII, Fig. 8 u. 10) weniger schräg von der Lippe auf. Der Wulst der künftigen Muskelzunge ist anfangs plump, seine Vorderfläche abgerundet und wenig von der Umgebung differenziert. Bei etwas älteren Embryonen hebt er sich besser ab, weil die Zungenspitze gegen die Unterlippe vordringt. Da der Zungenwulst das morphologische Gegenstück der Gaumenrinne ist, treten beide Differenzierungen am Boden und Dache der Mundhöhle gleichzeitig, anfangs freilich etwas verschwommen auf, mit ihnen

werden zugleich die Seitenflügel oder Kaunischen der Mundhöhle, d. h. die lateral von Zungenwulst und Gaumenrinne befindlichen Teile der Mundwand abgegrenzt (Fig. 16—18).

An der Physiognomie sind diese Ereignisse durch die Näherung der Lippenränder (Taf. XII, Fig. 4 u. 3) kenntlich. Je mehr die Lippen sich nähern, um so enger wird die Formspiegelung zwischen dem Boden und Dache der Mundhöhle. Das fortschreitende Wachstum des Kopfes bedingt die Vergrößerung der Mundhöhle und schafft Raum für die Entfaltung der Mittelzone derselben. Dem immer mehr vorspringenden Zungenwulst entspricht der sich im gleichen Maße erweiternde Mittelraum am Munddache, und die der Zungenwölbung im morphologischen Spiegelgebilde gleichsinnige Krümmung seiner

Fig. 19—24.

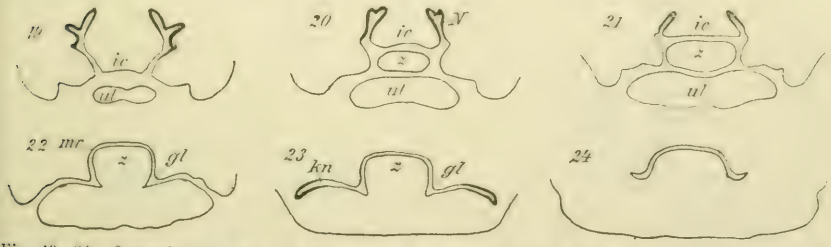


Fig. 19—24. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 7,4 mm Kpfl. und 12 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 6 u. 6*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 19—20 beträgt 360 μ, der Fig. 20—21 = 140 μ, der Fig. 21—22 = 320 μ, der Fig. 22—23 = 160 μ, der Fig. 23—24 = 540 μ. *gl* Grenzleiste; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaunische; *mr* Mittelraum; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

Wand führt dessen schärfere Abgrenzung durch die gegen die seitlichen Zungenfurchen vorspringenden Grenzleisten (*gl*) herbei. Das geschieht in der Periode, sobald die Physiognomie des Katzengesichtes anklingt (Taf. XII, Fig. 6 und Textfig. 19—24).

Einen guten Einblick in die Verhältnisse gewährt das Modell der Mundwand (Taf. XIII, Fig. 11, 11*a*) eines Katzenembryos, der etwas weiter als der Embryo der Gesichtsmaske (Taf. XII, Fig. 6) entwickelt war. Ausgewählte Schnitte der Serie sind in den Textfiguren 25—30 dargestellt. Das Modell ist längs der Mundwinkelrinne gespalten, damit Dach und Boden auseinandergeschoben und gesondert betrachtet werden können. An dem Querschnitte des Munddaches sind die Grenzleisten (*gl*) im Profil sichtbar. Ihr Verlauf gegen den Lippenrand (*ol*) ist an der Fig. 11*a* (Taf. XIII) direkt und oben an der Außenansicht des Modelles an den seitlichen Furchen (*fg*) zu beiden Seiten des Mittelraumes (*mr*) zu sehen; die Kaunischen (*kd*) haben sich dorsal aufgekrümmt. An der Bodenhälfte des Modells springt

der Zungenwulst (*z*) über die ventrale Wand (*kb*) der Kaunischen hervor. Von der Mundhöhle aus betrachtet, säumen die beiden Gaumenleisten (*gl*) den Mittelraum ein, welcher, wie der Längsschnitt (Taf. XIV, Fig. 24) im Vergleich zu den Längsschnitten (Taf. XIV, Fig. 21, 22) bezeugt, fast auf das Doppelte seiner sagittalen Länge (zwischen dem Oberlippenrand und Hypophyse) ausgedehnt wurde. An diesem Wachstum ist besonders die parachoanale Wand beteiligt; denn die

Fig. 25—30.

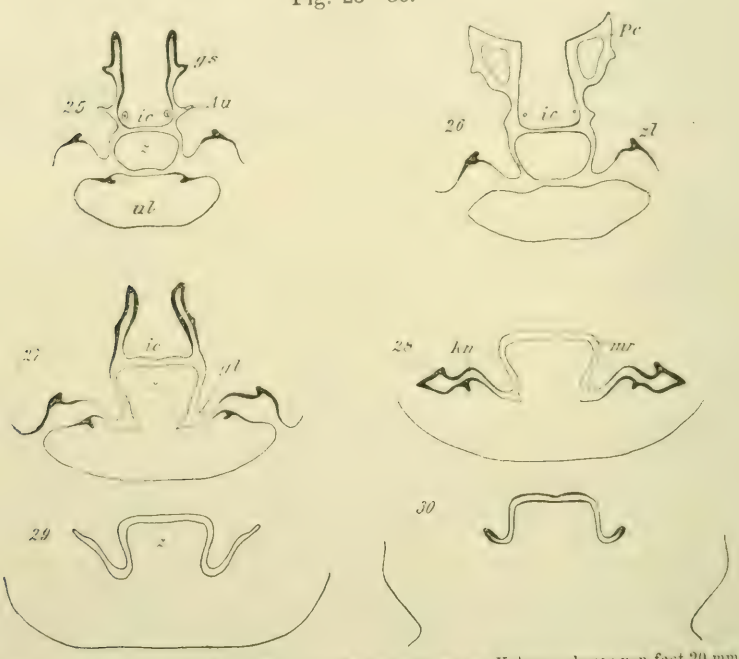


Fig. 25—30. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von fast 20 mm Nstl. (Taf. II, Fig. 11 u. 11*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 25—26 beträgt 360 μ, der Fig. 26—27 = 440 μ, der Fig. 27—28 = 360 μ, der Fig. 28—29 = 520 μ, der Fig. 29—30 = 400 μ.
Au Aulax; *gl* Grenzleiste; *gs* Saktergesimse; *ic* Interchoanalstreif *kn* Kaunische; *mr* Mittelraum; *ul* Unterlippe *z* Zunge.

beim Embryo (Taf. XII, Fig. 5) als rundliche Löcher angelegten Choanen sind jetzt in zwei schmale Schlitze (*ch*) und ungefähr auf das Vierfache ihres ursprünglichen Durchmessers ausgezogen.

Die dem Zungenwulst bzw. der Bodenfläche der Kaunischen parallel gerichtete Krümmung des Munddaches ist bisher wenig gewürdigt worden, weil man sie nicht aus derselben dorsalen Richtung betrachtete, wie den Mundboden, sondern meist entgegengesetzt von der ventralen Seite (Taf. XIII, Fig. 11*a*). Dann erscheint das Munddach wie eine negative Matrize, welche über das positive Relief

des Mundbodens gestülpt ist. Wenn man jedoch das rekonstruierte Modell, das die epitheliale Wand der Mundhöhle allein berücksichtigt, von außen d. h. von der Mesodermseite her (Taf. XIII, Fig. 11 oben) ansieht, so wird deutlich, daß das Munddach dem Mundboden durchaus homolog gekrümmt ist. (Fig. 25—30.)

Das eben in Wort und Bild geschilderte Relief der Mundhöhle ist seit langem bekannt; seine Deutung aber blieb konventionell in dem Rahmen des ersten Versuches, welchen Dursy 1869 gemacht hatte. Nachdem er damals die Grenzleisten des Mittelraumes als Gaumenfortsätze bezeichnet und als die notwendigen Vorstufen für die Ausbildung des sekundären Gaumens erklärt hatte, wurde seine Meinung getreulich wiederholt, obwohl sie weder durch seine Beobachtungen, noch durch die späteren Forscher (His, Nussbaum, Pölzl, Schorr) begründet war. Ich will daher versuchen, eine bessere Interpretation vorzutragen, indem ich auf die außerordentliche Schmalheit der Mundlichtung und die aus den Schnitten (Fig. 16—30) abzulesende Formspiegelung vom Boden und Dach Gewicht lege. Das Studium vieler Querschnittserien durch Stadien, welche den Textfiguren 19—30 entsprechen, sowie das Modell (Taf. XIII, Fig. 11, 11*a*) hat mich überzeugt, daß man die Wülste (*gl*), welche den Mittelraum einsäumen, nicht als »Gaumenfortsätze« bezeichnen darf, weil sie unbedeutende Reliefverhebungen des epithelialen Munddaches sind, welche den an eine kräftige Plastik gemahnenden Namen: Fortsatz gar nicht verdienen. Sie entstehen auch nicht durch aktives Vorwachsen eines bestimmten, etwa hufeisenförmigen Epithelstreifens, sondern lediglich als morphologische Konsequenzen des Umstandes, daß drei, transversal nebeneinanderliegende Streifen der Mundwand (diese Angabe bezieht sich sowohl auf das Dach als den Boden derselben) in verschiedenem Grade dorsal gekrümmt werden. Daher setzt sich der dorsal gewölbte Mittelraum bzw. der Zungenwulst durch zwei niedrige Grenzleisten bzw. Zungenfurchen von den wenig gekrümmten Seitenflügeln oder Kaunischen ab.

Der Stilcharakter der ganzen vorhergehenden Embryonalentwicklung liegt in der engen Formabhängigkeit vom Mundboden und Munddach. Auch wenn allmählich die Wand der Mundhöhle dank der Volumenvergrößerung des ganzen Kopfes umfangreicher und lebendiger modelliert wird, schwindet die gegenseitige Formspiegelung der dorsalen und ventralen Wand nicht, sie bleibt vielmehr bis zu dem Zeitpunkte bestehen, wo die Bildung des sekundären Gaumens erfolgt.

Während der Entwicklung der Zunge, bzw. des Mittelraumes

oder Gaumenrinne und der Kaumischen wachsen die Parachoanalwand des Munddaches, sowie die angrenzenden Nasenschläuche ansehnlich. Die bei allen Embryonen ziemlich nahe dem Rande der Oberlippe liegenden Choanen, die anfangs rundliche Öffnungen (Taf. XII, Fig. 4, 5) waren, strecken sich zu langen sagittalen Schlitzen. Daraus geht deutlich hervor, daß gerade die Zone der Choanen bzw. der Parachoanalteil des Munddaches vergrößert wird. Den Nasenschläuchen, welche früher hauptsächlich die Anlage des Cribrums besaßen, wird jetzt die Muschelregion angefügt, und die Stammzone der letzteren mündet mit den langen Choanen. Das bedeutende Wachstum der Nasenschläuche ist sicher auch der Grund, weshalb das Nasenlippenfeld schnauzenartig vorgetrieben wird (Taf. XII, Fig. 6).

Da die Zungenspitze von jeher der parachoanalen Wand gegenüber lag, so hat sie der durch neues Wachstum hinzugefügten Strecke der Mundwand auch die Besonderheit der Grenzleisten und Gaumenrinne aufgeprägt. Die beiden Choanen öffnen sich daher in den oralen, schräg abfallenden Teil der Gaumenrinne (Taf. XIII, Fig. 11*a*).

B. Der geschlossene Gaumen.

Mit einem Male schwindet im Stadium zwischen Modell 6 und 7 (Taf. XIII) die eben geschilderte morphologische Abhängigkeit und es tritt mit der forteilenden Größenzunahme eine Erweiterung und Umformung der Mundhöhle bzw. der Epithelwand derselben ein. Dach und Boden werden mehr voneinander entfernt, so daß sie in gesonderter Formrichtung sich entfalten. Ihre nicht mehr in so strengem Spiegelbilde erfolgende Veränderung bereitet allmählich den Zustand vor, welcher für die Erledigung des Kaugeschäftes notwendig ist.

Alle Welt hat bisher die Meinung geteilt, daß die sog. Gaumenplatten dabei aus ihrer vertikalen Richtung in die horizontale Lage übergeführt werden. Wenn man aber die Beweisgründe für die herrschende Ansicht kritisch abwägt, so erstaunt man, daß die Stellungsänderung noch von keinem Forscher aus eigener Anschauung beschrieben worden ist. Alle haben teils Querschnitte durch die offene Gaumenrinne, teils durch den fertigen Gaumen mit der Verwachsungsnaht abgebildet, die dazwischenliegenden Vorgänge aber sind noch nie beobachtet worden.

Nachdem Prof. Fleischmann mich auf die bedenkliche Lücke der Beweisführung aufmerksam gemacht hatte, bin ich mit fester

Absicht darauf ausgegangen, möglichst viele Embryonen aus dem kritischen Stadium (Embryonen von 18—20 mm Sstl.) in Querschnitte zu zerlegen, um die Phasen der Verwachsung aufzufinden. Zwar habe ich meinem Ziele zuliebe viele Serien umsonst geschnitten, jedoch endlich ist meine Beharrlichkeit belohnt worden: ich fand vier Katzenembryonen, bei welchen sich die Metamorphose des Munddaches wenigstens so weit erkennen ließ, daß ich eine oppositionelle Stellung gegen die landläufige Ansicht einnehmen kann.

Fig. 31—34.

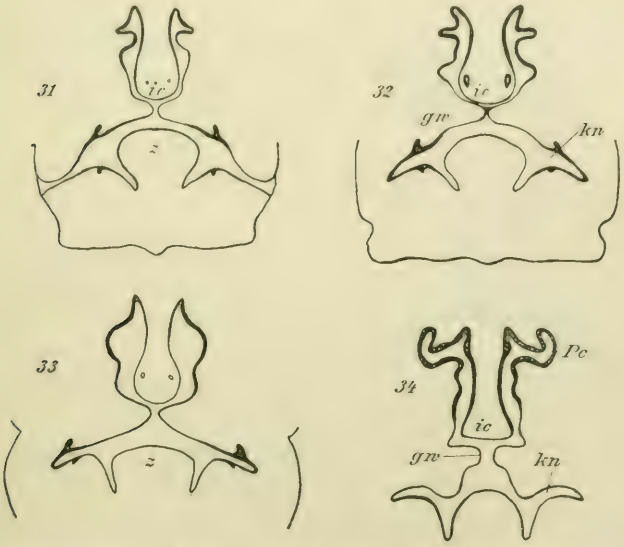


Fig. 31—34. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 19 mm Nstl. (Taf. II, Fig. 12). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 31—32 beträgt 250 μ, der Fig. 32—33 = 300 μ, der Fig. 33—34 = 350 μ.

gw Gaumenbrücke; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaunische; *Pc* Procribrum; *z* Zunge.

Das Modell der Mundwand (Taf. XIII, Fig. 12) von einem Katzenembryo 19 mm Nstl. gab mir die Anhaltspunkte.

Dasselbe ist in gleicher Weise wie Modell Fig. 11 (Taf. XIII) zerlegt, d. h. die Mundwand ist längs der Mundwinkelrinne durchschnitten, so daß Dach und Boden gesondert betrachtet werden können. Ausgewählte Schnitte der Serie sind in den Textfig. 31—34 abgebildet. An den letzteren ist die Erweiterung der Mundhöhle direkt ersichtlich. Man vergleiche nur Figur 32—34 mit Figur 26—28. Die Zungenfurchen (*zf*), welche (Taf. XIII, Fig. 11) zu beiden Seiten der Zunge offen lagen, sind (Taf. XIII, Fig. 12) auffallend verengt, so daß die Zungenwurzel gewissermaßen zwischen die beiden Boden-

streifen *kb* der Kaumischen versinkt. Die Querschnitte (Fig. 35—39) offenbaren ein späteres Stadium der Veränderung: die früher fast senkrecht (Fig. 27) abfallenden Seitenwände der Zunge sind hier konvergierend schräg gestellt. Bloß die Zungenspitze (Fig. 31, 35, 36) steht über den Bodenstreifen der Kaumischen.

Fig. 35—39.

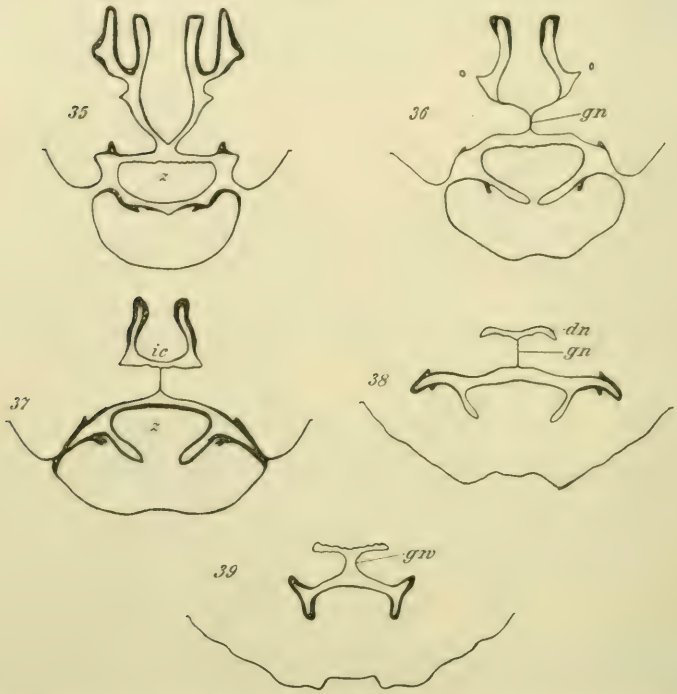


Fig. 35—39. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 22 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 7 u. 7*a*. Taf. II, Fig. 13). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 35—36 beträgt 450 μ, der Fig. 36—37 = 500 μ, der Fig. 37—38 = 600 μ, der Fig. 38—39 = 500 μ.
dn Ductus nasopharyngeus; *gn* Gaumennaht; *gw* Gaumenbrücke; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaumische. *Pc* Procribrum; *z* Zunge.

Am Munddache sind die Grenzleisten (*gl*) nur im hinteren Abschnitt (Taf. XIII, Fig. 12) vorhanden, unter der Choane aber verstrichen. Daher zieht das Kaumischendach mit geringerer Wölbung (Fig. 34) von den Leisten seitwärts, weiter vorn (Fig. 31—34) fehlt dem Munddache jede Spur der früher vorhandenen Grenzleisten (Fig. 25—29) und die Gaumenrinne ist unter dem vorderen Teile der Choanen verschwunden. Das zugleich breiter gewordene Kaumischendach steigt schräg gegen die schmalen Vorsprünge (*gw*) unter den Choanen auf. Dem Munddach und Mundboden ist also die

frühere Formspiegelung genommen. Statt der als Gaumenplatten (*gl*) bezeichneten, ventral gefalteten Streifen des Munddaches findet man je eine dorsal konvexe Krümmung.

Nach meinem Urteile sind die sog. Gaumenplatten nicht dadurch verschwunden, daß sie aus der vertikalen Stellung in die horizontale Lage übergingen; denn sie verdienen den Namen: »Platten« bloß im übertragenen Sinne. Es sind nicht frei in die Mundhöhle herabhängende Fortsätze, wie man etwa von den Extremitätenfortsätzen spricht, sie lassen sich daher auch nicht gleich einem in der Mundhöhle liegenden Fremdkörper verschieben. Die sog. Gaumenplatten sind vielmehr integrierende Reliefmerkmale der Mundwand von sehr geringer reeller Höhe, welche durch die Gliederung der Mundhöhle in den Mittelraum und die beiden Kaumischen notwendig entstehen. Daher ist es ausgeschlossen, daß sie sich in der von Dursy und His vermuteten Weise plötzlich in die horizontale Lage begeben. Die aus Fig. 12 (Taf. XIII) und den Schnitten (Fig. 31—34) ersichtliche Veränderung des Formbildes kann nur durch eine Ummodellierung der gesamten Mundwand erklärt werden.

Ich stelle mir vor, daß die Entfernung des Zungenrückens von dem zwischen den beiden Choanen liegenden (interchoanalen) Streifen (*ic*) des Gaumenrinnendaches, dem er (Fig. 25—27) vorher sehr nahe gelegen war, durch Erweiterung der Mundhöhle, bzw. durch lebhaftes Wachstum der Mundwand eingeleitet wird. Wie sich der Mundboden durch Vertiefung der Zungenfurchen und die zunehmende Versenkung der Zunge verändert, so daß eine geringfügige Ausweitung der Mundhöhle in ventraler Richtung die Folge sein muß, so erhebt sich das Munddach in etwas höheres Niveau durch Neuformung des ganzen Dachreliefs. Während in den jüngeren Stadien das Dach von den Mundwinkeln gegen die Gaumenleiste mehr oder minder gekrümmt einwärts zog und dann mit scharfer Biegung als Seitenwand und Decke des Mittelraumes dorsal verlief, steigt es jetzt von dem Oberlippenrande bzw. den Mundwinkelrinnen schräg empor zu zwei dicht unter den Choanen bzw. dem Dache der früheren Gaumenrinne vorspringenden, horizontalen Wülsten, welche in keiner Hinsicht mit den Gaumenleisten identisch, aber als die Vorbedingung für die Herstellung des Gaumendaches der Säugetiere anzusehen sind; denn sie stehen (Fig. 31—34) einander sehr nahe und berühren sich bald (Fig. 36—38) in medianer Epithelnaht. Der Grund, weshalb ich diesen Wülsten den morphologischen Wert »eigentlicher Gaumenbrücken« (*gw*) zuspreche und

sie durchaus verschieden von den Gaumenleisten (*gl*) erachte, liegt in dem Umstande, daß an dem Modelle (Taf. XIII, Fig. 12) die Gaumenleisten (*gl*) im hinteren Teil des Munddaches noch vorhanden sind, während sie vorn unter den Choanen und vor denselben fehlen. Ich sehe die Gaumenleisten in dem gleichen Abstande wie am Modell (Taf. XIII, Fig. 11) von der hinteren Mundgrenze als niedrige Epithelerhebung oral ziehen, aber in zunehmendem Maße abflachen und bald ganz verstreichen. Daher nehme ich an, in dem Abschnitte des Munddaches, wo sie jetzt vermißt werden, seien sie wahrscheinlich auf einem Embryonalstadium, das mir zufälligerweise nicht zu Gesicht kam, verschwunden, weil eine neue Modellierung des bisher in die Form der Gaumenleisten und Gaumenrinne geprägten Epithelbezirkes erfolgte, etwa in der Weise, daß der ventrale Rand der Gaumenrinne sich ausweitete, während die Seitenwände median in das bisher vom Zungenwulste erfüllte Lumen einbogen. Die mediane Vorwölbung (*fc*) ist an der hinteren Schnittfläche und der rechten Seitenwand des Modelles (Taf. XIII, Fig. 12) deutlich wahrzunehmen.

An den Modellen überzeugt man sich in der Tat von der Umgestaltung der ganzen Mundwand. Die Gaumenleisten bilden nur die auffallende Grenze zwischen den verschieden gekrümmten Abschnitten des Munddaches. Weil der Mittelraum (*mr*) eine andre Krümmung besitzt, als die Kaumschen, so liegt zwischen beiden eine Grenzzone, welche von Dursy einem Fortsatze verglichen wurde, aber kein wirklicher Fortsatz, sondern ein Biegungsrand ist. Nebenbei bemerkt erscheint der Biegungsrand um so länger und einem Fortsatze ähnlicher, je schräger die Schnittebene steht. In der durch das Modell Fig. 12 (Taf. XIII) charakterisierten Embryonalperiode erfolgen aber andre Biegungen der Mundwand, indem das Kaumschendach eine von der Mundwinkelrinne schräg ansteigende Neigung (Fig. 31—33) statt der früheren queren Richtung (Fig. 25—28), welche übrigens im hintersten Abschnitte der Mundhöhle (Fig. 34) noch erhalten ist, gewinnt und die lateralen Wände der Gaumenrinne median vorgetrieben werden. Der scharfe Knickungswinkel des Munddaches in der Gegend der Gaumenleisten (Fig. 27) schwindet damit und macht den neuen, in einem viel höheren Niveau liegenden Gaumenbrücken Platz. Die neue Modellierung erstreckt sich längs des Bereiches der Gaumenrinne. Am lebhaftesten setzt sie im oralen Teile derselben ein, später kommt sie in dem caudalen Teil zur Geltung, daher sieht man an dem Modelle Fig. 12 (Taf. XIII) noch die hinteren Spuren der Gaumenleisten (*gl*).

Beide, sowohl Gaumenleisten als Gaumenbrücken (*gw*) sind symmetrische Differenzierungen des Munddaches und gehen oral hinter der Oberlippe nicht ineinander über (Taf. XIII, Fig. 11 *a*). Die Gaumenrinne ist hier weniger scharf abgegrenzt, ihr zwischen den Choanen liegender Dachstreifen (*ic*) fällt etwas geneigt gegen die Oberlippe (*ol*) ab.

Wahrscheinlich werden die unterhalb der Choanen neu entstehenden Gaumenbrücken der seitlichen Gaumenrinnenwand dieselbe Eigenschaft teilen. Ich vermute dieses Verhalten, obwohl ich keine direkte Beobachtung machen konnte, nach dem in dieser Gegend später herrschenden Relief. Im Stadium des Modells (Fig. 12, Taf. XIII) verdecken die Gaumenbrücken (Fig. 31) die Choanen und bilden die ventrale Begrenzung eines über der Mundhöhle liegenden, dorso-ventral sehr niedrigen Querraumes, welcher als Anlage des Ductus nasopharyngeus unter den Nasenschläuchen gegen den Pharynx zieht. Die hier flachen Gaumenbrücken divergieren unter den oralen Choanenecken ein klein wenig, so daß eine schmale, spitzwinkelige Insel des Daches zwischen ihnen vorragt. Hinter derselben sind sie eine Strecke (450 μ) getrennt und lassen einen engen Zugang zur Lichtung des Ductus nasopharyngeus frei. Dann verschmelzen sie auf eine Länge von 250 μ, hinten klaffen sie wieder.

Die Stelle, wo die neu entstandene Lichtung des Ductus nasopharyngeus mit der Mundhöhle kommuniziert, ist als Mündung des Stensonschen Ganges bekannt. Beecker hat sie in Anlehnung an Nussbaum früher als Rest der primitiven Choane angesprochen. Ich beseitige jetzt seine Deutung und plädiere dafür, die Mündung des Stensonschen Ganges als einen persistierenden Spalt zwischen dem oralen Ende der Gaumenbrücken anzusehen, weil die Choanen an dem Modelle etwas höher stehen und das Lumen des Nasenrachenganges durch eine deutliche transversale Einbuchtung des Mundepithels abgegrenzt ist. Erst oberhalb derselben liegen die Choanen. Wenn ich die Gaumenbrücken mit voller Bestimmtheit als neue Differenzierungen im Gegensatze zu den Gaumenleisten erkläre, so leitet mich die Erwägung, daß die Lichtung des mit ihnen entstehenden Ductus nasopharyngeus eine ganz andre Gestalt hat als die Gaumenrinne der Larvenzeit. Sie ist nicht bloß viel niedriger, sondern auch schmäler. Nach den beiden Modellen (Taf. XIII, Fig. 11, 12) beurteilt, ist die Querausdehnung des Ductus nasopharyngeus um $^1/_4$ geringer als die transversale Breite der Gaumenrinne. Das spricht doch unleugbar dafür, daß eine radikale Veränderung der

Dimensionen des Munddaches statt hatte, welche bloß durch eine wirkliche Neumodellierung erklärt werden kann. Die Betrachtung des Modells von der Mesodermseite her läßt die Einbuckelung (*fw*) der seitlichen Gaumenrinnenwand als einen neuen morphologischen Charakter noch viel besser erkennen, als es an der Fig. 12 (Taf. XIII) sichtbar ist.

Anfangs ist die in die Lichtung der larvalen Gaumenrinne einragende Vorwölbung der Rinnenseitenwand, welche ich kurz die Gaumenbrücke (*gw*) nannte, sehr schmal (Fig. 32), aber später wächst sie dorso-ventral (Fig. 36—38), so daß eine höhere Gaumennaht (*gn*) (Fig. 13, Taf. XIII) entsteht. Der Ductus nasopharyngeus wird zugleich breiter und das geschlossene Gaumendach der Mundhöhle wird flacher, weil der frühere Gegensatz der ungleich gekrümmten drei Zonen (Gaumenrinne und Kaunischen) gänzlich schwindet. Damit ist der ungefähr parallele Verlauf des Munddaches und des Ductus nasopharyngeus erreicht. Die plastische Metamorphose der Mundwand geht mit einer allgemeinen Vergrößerung der Mundhöhle einher, deren Notwendigkeit durch die alsbald einsetzende Entwicklung der Zahnanlagen und die embryonalen Vorbereitungen für die Tätigkeit des Gebisses begreiflich ist. Ebenso wachsen die Nasenschläuche und ihre nunmehr in den Ductus nasopharyngeus schauenden Choanen sehr lebhaft.

Die bisherige Lehre, daß der Ductus durch Verwachsen paariger Gaumenanlagen entstehe, bleibt also unangetastet. Meine Darstellung richtet sich nur gegen die bisher ohne jeden sachlichen Beweis herrschende Vermutung, daß die bei Embryonen unter 18 mm Nstl. vorhandenen Grenzleisten bereits die Anlagen des Gaumens seien und sich zur medianen Verschmelzung aus der vertikalen in die horizontale Lage aufrichten.

R. Fick (7, S. 305) allein hat den Gedanken ausgesprochen, daß der auf einem von Dursy abgebildeten Frontalschnitt durch den Kopf eines 3 cm langen Schweineembryos sichtbare Wulst der vertikal stehenden Gaumenplatten, welchen Dursy primitiven Gaumenfortsatz nannte, bei weiterem Wachstum eine Gaumenplatte bilden würde, welche gleich anfangs an der richtigen Stelle, nämlich über der Zunge stünde. Doch schränkte er die gute Bemerkung durch den Zusatz ein: Dursy freilich lasse den bleibenden Gaumen durch Heraufklappen der vertikalen, die Zunge zangenförmig umgreifenden Gaumenplatten, bzw. durch aktives Tiefertreten der Zunge unter die Platten zustande kommen.

III. Mißbildungen des Gesichtes.

Unleugbar hatte die traditionelle Ansicht über die Gesichtsbildung ihre stärkste Stütze in den teratologischen Befunden, welche auch heute noch viele Pathologen und Chirurgen für den veralteten Standpunkt von J. F. Meckel (S. 6) gewinnen.

Die Verunstaltungen der kindlichen Physiognomie hatten längst das Entsetzen der Laien und Ärzte erweckt und man hatte den ungewohnten Anblick durch Vergleich mit tierischen Gesichtern, z. B. Hasenscharte, Wolfsrachen zu schildern gesucht. Obgleich die Analogie durchaus unzutreffend war, unterstützten die schlecht gewählten Namen die Neigung, das verunstaltete Gesicht als eine niedrige Stufe der physiognomischen Entwicklung einzuschätzen. Nachdem die Teratologen die Gesichtsstörungen als Folgen mangelhafter oder ausgebliebener Verwachsung von getrennten paarigen Anlagen hingestellt hatten, schienen eben diese Fälle die Existenz embryonaler Gesichtsspalten und Gesichtsfortsätze so augenscheinlich zu demonstrieren, daß die Berufung auf die in den Kliniken gemachten Erfahrungen die Angaben der Embryologen über allen Zweifel hob. Die unzureichenden Untersuchungen der kleinen Embryonen bestätigten lange Jahrzehnte diese Deutung; daher konnten von den Pathologen und Chirurgen die Mißbildungen und die vermeintliche Entwicklung des normalen Gesichtes in ein sich wechselseitig ergänzendes System geordnet werden und die Anhänger desselben bewegten sich fast ein Jahrhundert lang in einem trügerischen Circulus vitiosus, indem sie die teratologischen Fälle als Beweise für die normale Ontogenie und den embryologischen Befund als Erklärung für die Bildungshemmung abwechselnd gebrauchten. Zur Charakteristik dieser Denkweise führe ich die Darstellung von Ahlfeld und Kitt hier an.

Ahlfeld (1) sagt:

In der 4. Woche der Entwicklung liegt in der Mitte des Gesichtes eine große Höhle, die nach unten durch den primitiven Unterkiefer, nach oben durch den Stirnfortsatz mit seinen beiden Nasenfortsätzen begrenzt wird. Die Seitengrenzen sind teilweise der Unterkiefer, teilweise die noch nicht vereinigten Oberkieferfortsätze. Nach oben und außen steht diese Höhle durch Spalten in Verbindung mit den Nasengruben. Zur Anlage des Auges führt die Spalte zwischen äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens (Fig. 1, S. 8). Vereinigen sich diese Spalten im Laufe der Entwicklung nicht, geht die primäre Anlage der Augen zugrunde, oder bleibt sie rudimentär, dann entsteht das Bild der totalen Gesichtsspalte.

Einige Zeit später in der Entwicklung stellt der Stirn-Nasenlappen einen kleinen keilförmigen Anhang dar. Zu beiden Seiten desselben zieht sich schräg

nach oben und außen nach den Augenblasen hin die obenerwähnte Spalte, die Gesichts-Nasenspalte resp. Augennasenspalte. Normalerweise schließt sich dieselbe vollständig, abnormal persistiert sie. Verbindet sich das Zwischenkieferbein nicht mit den Nasenfortsätzen, dann entsteht die große Gesichtsspalte. Diese Spalte erstreckt sich entsprechend der embryonalen Spalte zwischen Stirnfortsatz und Oberkieferfortsatz bis zum inneren Augenwinkel.

Wenn die Oberkieferfortsätze sich nicht vollständig vereinen und das Zwischenkieferbein in seiner Entwicklung zurückbleibt, dann entsteht die mittlere Lippen- resp. Gaumenspalte.

Schließt sich in der 9. und 10. Woche durch Annäherung der Gaumenteile der Oberkieferfortsätze des 1. Kiemenbogens die embryonale Gaumenspalte nicht, dann bleibt eine Spalte, die mit der darüberliegenden Nasenhöhle kommuniziert, die Gaumenspalte. Da in solchen Fällen die Oberkieferfortsätze auch mit dem Zwischenbein sich nicht vereinigen, so ist die Gaumenspalte meist mit einer doppelten oder einfachen Kieferspalte gepaart, an die sich dann auch die Lippenspalte anschließt.

Das Unterbleiben der Verwachsung der Unterkieferfortsätze des 1. Kiemenbogens verursacht eine Spalte des Unterkiefers, die natürlich auch die Unterlippe betrifft.

Th. Kitt (12) gibt im Lehrbuche der pathologischen Anatomie für Tierärzte folgende Darstellung:

Die mediane Hasenscharte kommt dadurch zustande, daß die medialen Wände der inneren Nasenfortsätze sich bloß bis zur Berührung nähern, aber nicht ganz verwachsen.

Obwohl bei den Huftieren die Verwachsung vollständig erfolgt, bleibt manchmal bei der Oberlippe und dem Nasenspiegel eine geringe Kerbe bestehen, wie sie physiologisch bei Nagern und Raubtieren gegeben ist.

Die seitliche Lippen- und Kieferspalte entsteht, wenn der laterale Nasenfortsatz mit dem Oberkieferfortsatz nicht völlig verwächst und das untere Ende der Tränenfurche oder die Nasenfurche rinnig bleiben.

Die schräge Gesichtsspalte repräsentiert sich einfach als ein Offenbleiben der Tränenfurche.

Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten des Oberkieferfortsatzes bringt als Mißbildung die Gaumenspalte (Wolfsrachen) zur Schau. Verwachsen die Oberkieferfortsätze nicht mit dem Zwischenkieferbein oder vereinigen sich die inneren Nasenfortsätze nicht, so haben wir als Resultat die Lippenkieferspalte.

Die Nichtvereinigung der Unterkieferfortsätze ruft eine Spalte, die Unterkieferspalte hervor. Dabei kann gleichzeitig die Zunge gespalten sein. Die Wangenspalte oder Großmaul erklärt sich daraus, daß die Furche zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz nicht überbrückt wird.

Eine zu weitgehende Verwachsung der Haut, welche die Kieferfortsätze überzieht, kann die Mundbucht so verengern, daß Mikrostomie entsteht oder auch gänzlicher Verschluß der Mundöffnung, Astomie stattfindet.

Um wenigstens ein anschauliches Beispiel zu geben, füge ich in Fig. 40 einen Fall von Mißbildung des Gesichtes und Gaumens bei, welchen O. Schultze (23, S. 216) folgendermaßen erklärt:

Die vom rechten Nasenloche abwärts laufende, narbenähnliche Furche gebe die Richtung der ursprünglichen Nasenfurche an. Hier

sei die embryonale Grenze zwischen Oberkieferfortsatz und Stirnfortsatz erkennbar geblieben. Das linke Nasenloch ist abnorm weit, weil der mediane Stirnfortsatz mangelhaft entwickelt und nur durch eine dünne Oberlippenbrücke von der Mundöffnung getrennt sei. Da die Gaumenplatten nicht zur Vereinigung kamen, zeigt der Gaumen eine weit klaffende Gaumenspalte (Wolfsrachen), in deren Grund der untere Rand des frei endigenden Nasenseptums sichtbar ist.

Zum Schlusse will ich versuchen, die Ätiologie einiger Ent-

Fig. 40.

Kopf eines mehrere Wochen alten Kindes mit Gaumenspalte. Nach O. Schultze.

stellungen des Gesichtes von einem andern Gesichtspunkte zu beleuchten, freilich mit großem Vorbehalt, weil ich nur Vermutungen aussprechen kann. Im Gegensatze zu den älteren Autoren glaube ich die Mißbildungen nicht lediglich als Entwicklungshemmungen auf einer früheren embryonalen Stufe deuten zu sollen, sondern betrachte hauptsächlich abnormes Wachstum epithelialer oder mesodermaler Massen als Ursachen.

Sehr leicht kann z. B. eine Lippenspalte entstehen, wenn eine kleine Stelle des Nasenlippenfeldes unter dem Nasenloch (Taf. XII Fig. 3) in der Entwicklung zurückbleibt, während an allen Nachbarregionen mesodermales Wachstum stattfindet; dann wird eine mehr oder minder große Einkerbung resultieren, die mit einer embryonalen Spalte nichts zu tun hat.

Genau so ließe sich der Unterlippenspalt erklären; denn wenn bei winzigen Embryonen die mediane Kerbe zwischen den Unterlippenwülsten Taf. XII Fig. 2, 3, 4) träger wächst, muß sie sich beim fertigen Individuum, wo die Nachbarteile normal weiter gediehen sind, als klaffender Spalt bemerkbar machen in um so höherem Grade, je früher die Störung eintrat.

Die Entstehung der Hasenscharte und Kieferspalte denke ich mir durch regelwidrige Dauer und abnormes Wachstum der Epithellamelle veranlaßt, welche die jüngsten Nasenschläuche an das Ectoderm das Nasenlippenfeldes bindet und, wie Fig. 14 (Taf. XII) zeigt, vom äußeren Nasenloch bis zur Stelle der Choane reicht. Dieselbe wird im normalen Falle durchbrochen (Fig. 15, 16, Taf. XII) und hierauf durch starkes Wachstum der Gewebe um die Resorptionszone die Entfernung des äußeren Nasenloches von der primären Choane bedeutend gesteigert, so daß Raum (*t*) für die Entfaltung der Mesodermmassen und die späteren Verknöcherungsprozesse geschaffen wird. Wenn man annimmt, daß die Epithellamelle aus irgendwelchem Grunde nicht unterbrochen wird, vielmehr an dem starken Wachstum ihrer Kopfzone teilnimmt, so muß eine längere Epithelmauer resultieren, welche zwischen den immer mehr auseinanderweichenden äußeren und inneren Öffnungen der Nasenschläuche sowie dem Nasenboden und dem Epithel der Lippen (bzw. des Munddaches vor dem Oralrande der Choane) eingespannt ist. Dieselbe hindert natürlich das Eindringen von Mesodermmassen, infolgedessen kann hier kein Verknöcherungsprozeß stattfinden. Ein solches anormales Epithelseptum ist die embryonale Vorbedingung für die Bildung einer Öffnung oder eines Spaltes; denn das in der Epithelmauer potentiell anzunehmende Lumen kann reell werden, wenn die Schichten auseinanderweichen. Dann muß eine Lippenkieferspalte entstehen, welche vom äußeren Nasenloch bis zum Foramen incisivum reicht.

Es wäre denkbar, daß die Lippenspalte durch einen ähnlichen Vorgang entstünde, wenn nämlich die Epithelmauer zwar durchreißt, aber nahe dem Nasenloch bestehen bleibt und etwas wuchert, während hinter der gestörten Stelle der Boden des Nasenschlauches vom Ectoderm des Munddaches getrennt ist, das Mesoderm dort eindringt und eine Verknöcherung erfolgt. Die in Fig. 40 dargestellte Narbe unter dem rechten Nasenloche könnte ebenfalls durch einen vorderen Rest der Epithelmauer veranlaßt sein, welcher weniger stark wächst und darum keine wirkliche Spaltung herbeiführt.

Auch die quere Gesichtsspalte, die vom Mundwinkel bis zum Auge zieht, wäre nach unsern Modellen nicht unerklärlich. Wenn man bei Modell 1 sieht, wie nahe die Augenanlage zwischen Lippenwangenbuckel und Nasenhaube liegt, so kann man sich leicht denken, daß eine Hemmung im Wachstum der Furchenstelle, die als Ausbuckelungsfurche sich präsentiert, bzw. eine Wucherung des dort ziehenden Epithels eine Spalte verursacht.

Der Wolfsrachen hat eine andre Ätiologie als die Lippen- und Kieferspalte. Er scheint mir eine Hemmungsbildung zu sein dadurch, daß die regelmäßige Metamorphose der Mundhöhle zwar eintritt, aber die Verschmelzung der Gaumenbrücken unterbleibt, während das Wachstum der übrigen Teile des Kopfes ungehindert fortschreitet.

Ich maße mir nicht an, durch meine Andeutungen die Frage gelöst zu haben; ich wollte bloß zeigen, daß man nicht gezwungen ist, die Genese der Mißbildungen in der schulmäßigen Weise zu erklären.

Zusammenfassung.

1. Die sog. Gesichtsfortsätze (Stirnnasen-, Oberkiefer-, Unterkieferfortsätze) d. h. ursprünglich durch Spalten getrennte und später verwachsende, bzw. epithelial verlötende Vorsprünge sind bei Katzenembryonen nicht nachzuweisen.

2. Die von allem Anfange an mit einer einheitlichen Ectodermhülle überzogene Kopfanlage bei Embryonen von 2 mm Kopflänge zeigt nur winzig kleine Reliefbesonderheiten der künftigen Gesichtsfläche (Lippenwangen- und Unterlippenwülste), welche in den folgenden Stadien abflachen, aber nicht verwachsen, daher den Namen »Gesichtsfortsätze« nicht verdienen.

3. Auch die Nasensäcke entstehen nicht durch Verwachsung ursprünglich getrennter Nasenfortsätze, sondern aus den Riechfeldern durch aktive Umbildung derselben. Der Rand jedes Riechfeldes ist die Anlage des Nasenlochrandes.

4. Die primitiven Nasenblindsäcke bleiben nach ihrer Entstehung eine Zeitlang mit dem Ectoderm mittels einer Epithelleiste verbunden.

5. An der Epithelleiste differenzieren sich zwei Zonen. Der vordere Teil wird durchbrochen, so daß der Nasenschlauch bald vom Ectoderm abgetrennt ist. In der hinteren Zone verbreitert sich die Leiste zwischen jedem Nasenblindsacke und dem Mundepithel zur Membrana nasobuccalis, dem temporären Choanenverschlusse.

6. Hasenscharte und Lippenspalte sind wahrscheinlich durch regelwidriges Wachstum der Epithelleiste veranlaßt, deren potentielles Lumen reell wird.

7. Die sog. Gaumenfortsätze sind keine wirklichen Fortsätze, sondern Biegungskanten, welche durch Gliederung der larvalen Mundhöhle im Mittelraum (= Gaumenrinne) und seitliche Kaunischen erzwungen werden.

8. Die Biegungskanten (Grenzleisten) richten sich weder auf, noch verwachsen sie. Vielmehr verstreichen sie mit der allgemeinen Umformung der Mundhöhle, bzw. Mundwand. Aus den lateralen Flächen der Gaumenrinne wachsen die Gaumenbrücken hervor, verschmelzen und trennen den Ductus nasopharyngeus ab.

9. Wenn diese Metamorphose der Mundhöhle nicht vollendet wird, entsteht der Wolfsrachen.

Literaturverzeichnis.

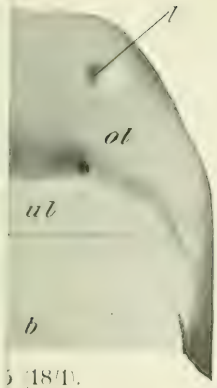
1. Ahlfeld, F. Mißbildungen des Menschen. Leipzig 1880/82.
2. Aulmann, G. Mundrachenwand der Vögel und Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XXXIX. 1909. S. 34.
3. von Baer, K. E. Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg. I. Teil 1828. S. 78, 87, 106, 122, 134. II. Teil 1837. S. 117, 123.
4. Blendinger, W. Das Cribrum der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XXXII. 1904. S. 452.
5. Dursy, E. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869. S. 126—133, 139, 140, 142—149, 151, 152, 154, 155, 169.
6. Ecker, A. Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859. Taf. XXVI, XXVII, XXIX.
7. Fick, R. Bemerkungen zur Wolfsrachenbildung. Archiv f. klin. Chirurgie. Bd. LXVIII. 1902. S. 299.
8. His, W. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1885.

8a. —— Die Entwicklung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1892. S. 384—424.

8b. —— Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Abhandl. sächs. Ges. Wiss. Math. phys. Kl. Bd. XXVII. 1902. S. 349—390.

9. Hochstetter, F. Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. anat. Ges. 1891. S. 145—151.

9a. —— Über die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Verh. anat. Ges. 1892. S. 181—183.



(18/1).

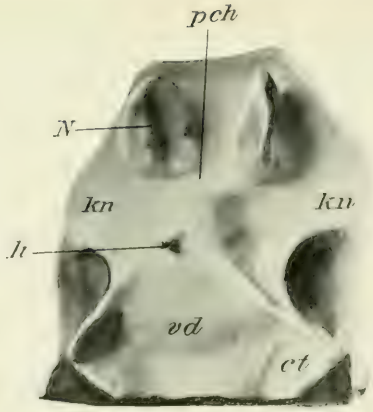


Fig. 8 (18/1).

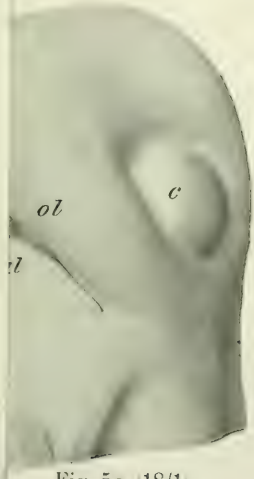


Fig. 5a (18/1).

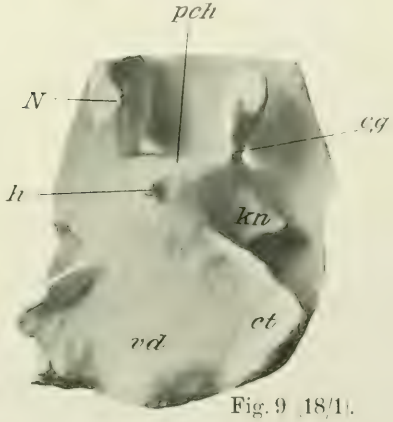


Fig. 9 (18/1).

Fig. 7a (12/1).

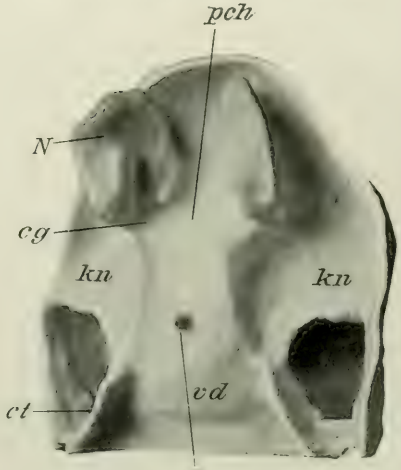


Fig. 10 (18/1).

Fig. 1 18/1

Fig. 2 18/1

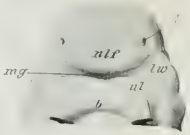


Fig. 3 (18/1).

Fig. 4 (18/1)

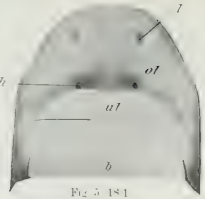


Fig. 5 18/1

Fig. 8 18/1

Fig. 1a (18/1).

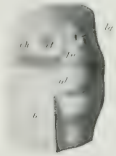


Fig. 2a (18/1).

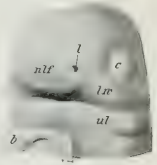


Fig. 3a 18/1

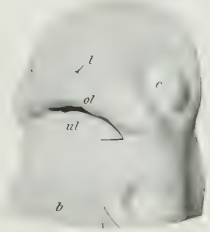


Fig. 4a 18/1.

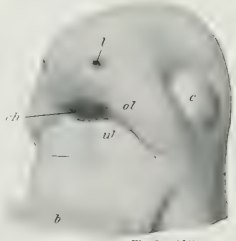


Fig. 5a (18/1).

Fig. 9 (18/1).

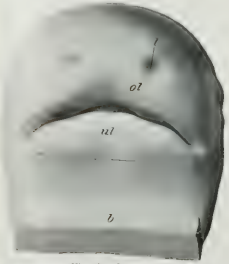


Fig. 6 (18/1).

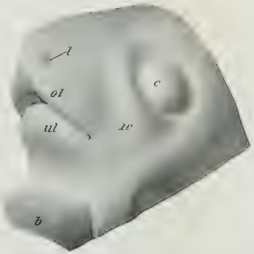


Fig. 6a (18/1).

Fig. 7 (12/1).

Fig. 7a (12/1).

Fig. 10 (18/1).

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

10. Jacobfeuerborn, H. Die intrauterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels Erinaceus europaeus L., mit Berücksichtigung der Entwicklung der inneren Organe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI. S. 382—420.
11. Keibel, Fr. Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes Oberlippe bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893. S. 473—487.
12. Kitt, Th. Lehrbuch der pathologischen Anatomie für Tierärzte. Stuttgart. W. Enke 1905. S. 81—83.
13. Kölliker, A. Über die Entwicklung des Geruchsorganes beim Menschen und beim Hühnchen. Würzburg. med. Zeitschr. Bd. I. 1860. S. 425—435.
14. Kölliker, Th. Über das Os intermaxillare des Menschen und die Anatomie der Hasenscharte. Nova Acta Acad. Leop. Carol.. Halle 1882.
15. Kollmann, J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. I. Os intermaxillare und Nase. Zeitschr. f. Biologie. Bd. IV. 1868. S. 260—278.
16. Meckel, J. F. Beiträge zur Geschichte des menschlichen Fötus in Beiträgen zur vergleichenden Anatomie. Heft 1. 1808. S. 72—74, 80.
16a. —— Handbuch der pathologischen Anatomie. Bd. I. 1812. S. 521—548, spez. S. 522, 524, 526.
17. Nussbaum, J. Zur Entwicklungsgeschichte des Gaumens, der Stensonschen und Jacobsonschen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde. Anz Akad. d. Wiss. Krakau 1896. S. 148—153.
18. Peter, K. Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Menschen und Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XX. 1902. S. 545—552.
18a. —— Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase und des Gaumens. In O. Hertwig, Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre. Bd. II. 2. Teil. Jena 1906. S. 1—82.
19. Pölzl, A. Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gaumens. Anat. Hefte. Bd. XXVII. 1905. S. 243 (bes. 267—270).
20. Rabl, C. Die Entwicklung des Gesichtes. Heft 1. Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der äußeren Körperform der Wirbeltiere. Leipzig 1902.
21. Rathke, H. Über die Bildung und Entwicklung des Oberkiefers und der Geruchswerkzeuge der Säugetiere. Abhandl. zur Bild. u. Entwicklungsgesch. der Menschen u. Tiere. Bd. I. 1832. S. 95—114.
21a. —— Über das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschl. Embryonen. Isis 1828. S. 108 u. 109.
22. Schorr, G. Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. XXXVI. 1908.
22a. —— Über Wolfsrachen vom Standpunkte der Embryologie u. pathol. Anatomie. Virchows Archiv. Bd. XCVII. 1909. S. 16—39.
23. Schultze, O. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig. W. Engelmann 1897.
24. Seydel, O. Über die Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morph. d. peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Denkschr. d. med. naturw. Gesellsch. Jena. Bd. VI. 1899. S. 445—532.

25. Tiemann, H. Über die Bildung der primitiven Choane bei Säugetieren. Verh. phys. med. Gesellsch. Würzburg. Bd. XXX. 1896/97. S. 105—123.
26. Warnekros. Gaumenspalten. 2. Aufl. Berlin 1909. Entstehung der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Korrespondenzbl. f. Zahnärzte. XXVIII. Bd. 1899. Ergh. 4.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

Au Aulax der Muschelregion.
b Brustregion.
C Hornhaut.
Cg Choanengang.
ch Choane.
ct Paukenhöhle.
cw Choanalwand.
D Blindende des Cribrums.
dn Ductus nasopharyngeus.
fg Furche der Gaumenleiste.
fw Furche der Gaumenwülste.
gl Gaumenleiste.
gn Gaumennaht.
gr Gaumenrinne oder Mittelraum.
gs Gesimsgrad des Sacters.
gw Gaumenwülste.
h Hypophyse.
hc Anlage des hinteren Teiles vom Cribrum.
i Jacobsonsches Organ.
ic Interchoanalstreif der Gaumenrinne.
k Kehlkopf.
kb Boden der Kaunische.
kn Kaunische.
kd Dach der Kaunischen.
l äußeres Nasenloch.
lg Linsengrube.
li Lippenwinkel.
lw Lippenwangenwulst.
M Muschelregion des Nasenschlauches.
md Munddach.
mg Mundgrube.
mr Mittelraum.
Mtc Metacribrum.
N Nasenschlauch.
nb Membrana nasobuccalis.
nlf Nasenlippenfeld.
nh Nasenhaube.
ol Oberlippe.
Pc Procribrum.
pch Parachoanalwand.
rf Riechfeld.
s Epithellamelle zwischen Nasenschlauch und Ectoderm.
Sm Sinus maxillaris.
st Stensonscher Gang.
t Lücke an den Nasenmodellen, welche vom Mesoderm ausgefüllt ist.
ul Unterlippe.
vd Vorderdarm.
w Wange.
Z Zunge.
zf Zungenfurche.
zl Zahnleiste.

Tafel XII.

Fig. 1—7. Die Gesichtsfläche embryonaler Katzenköpfe nach Rekonstruktionsmodellen.
Fig. 1*a*—7*a*. Die Profilansicht derselben Katzenköpfe.
Fig. 1 und 1*a*. Embryo von 1,6 mm Kopfl. 18/1.

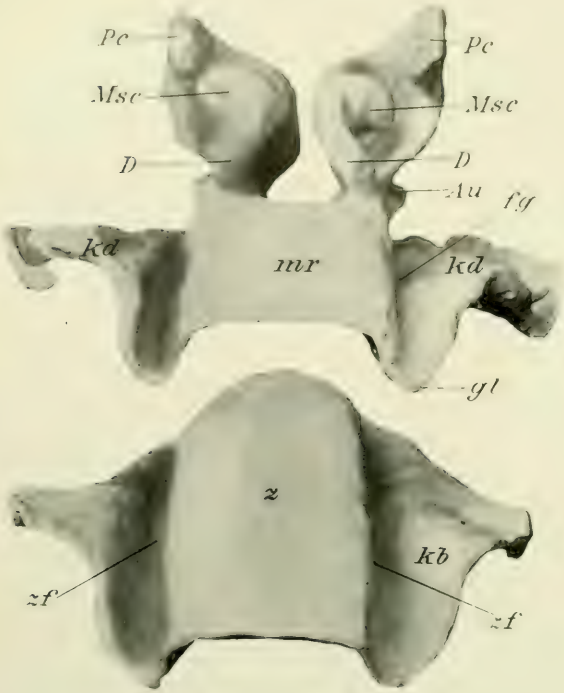


Fig. 11 ($^{18}/_{1}$).

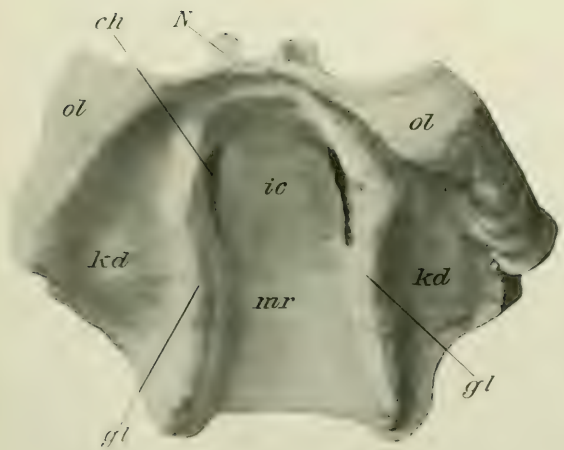
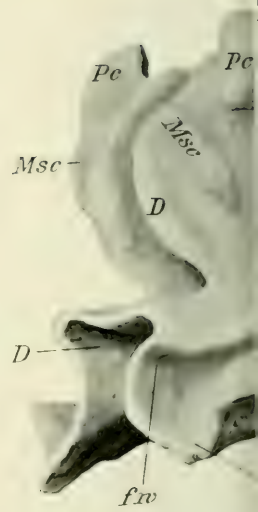
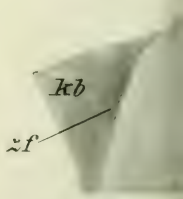
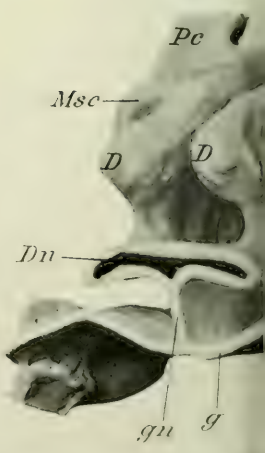
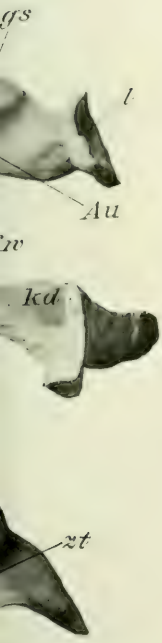


Fig. 11a ($^{18}/_{1}$).

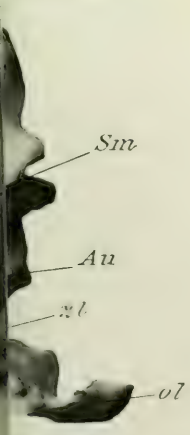








. 12a (18/1).



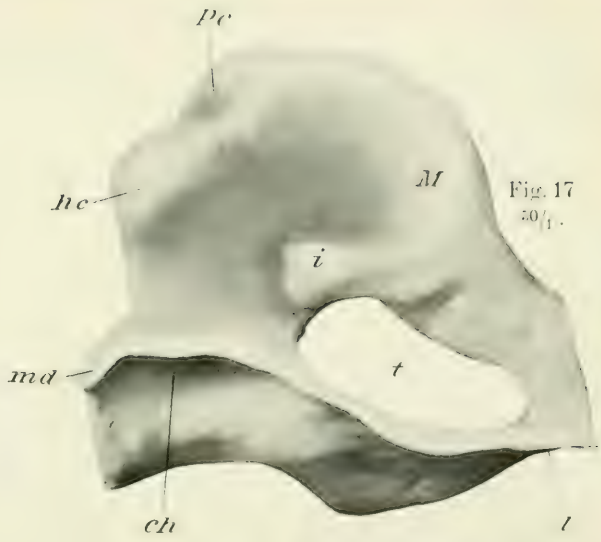


Fig. 17 (50/1).

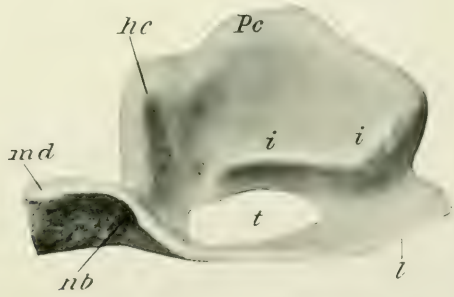


Fig. 16 (50/1).

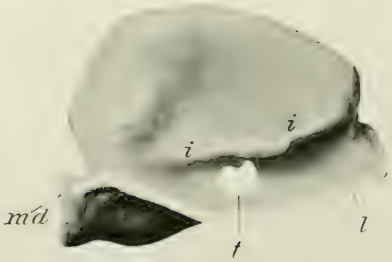


Fig. 15 (50/1).

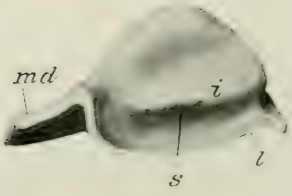


Fig. 14 (50/1).

Fig. 2 und 2*a*. Embryo von 2,3 mm Kopfl. 18/1.
Fig. 3 - 3*a*. - - 3,3 - - 8 mm Nstl. 18/1.
Fig. 4 - 4*a*. - - 5,8 - - 10 - - 18/1.
Fig. 5 - 5*a*. - - 6,6 - - 11 - - 18/1.
Fig. 6 - 6*a*. - - 7,4 - - 12 - - 18/1.
Fig. 7 - 7*a*. - - 11 - - 22 - - 12/1.
Fig. 8—10. Ectodermale Gesichtsmaske mit Mundschlundwand und Nasenschläuchen von drei Katzenembryonen, innere Ansicht (18/1).
Fig. 8. Maske des Kopfmodelles der Fig. 4 u. 4*a*. 10 mm Nstl.
Fig. 9. Gesichtsmaske eines Embryos von 10,5 mm Nstl.
Fig. 10. Maske des Kopfmodelles der Fig. 5 u. 5*a*. 11 mm Nstl.

Tafel XIII.

Fig. 11—12. Modelle der epithelialen Mundwand und der Nasenschläuche zweier Katzenembryonen, längs der Mundwinkelrinne durchschnitten, so daß Boden und Dach voneinander entfernt werden konnten (18/1).
Fig. 11. Katzenembryo von 18 mm Nstl.
Fig. 11*a*. Innere Ansicht des Munddaches vom Modelle der Fig. 11.
Fig. 12. Katzenembryo von 19 mm Nstl.
Fig. 13. Katzenembryo von 22 mm Nstl. Modell des epithelialen Munddaches und der Nasenschläuche nach Verschmelzung der Gaumenbrücken (18/1).
Fig. 14—17. Modelle des linken Nasenschlauches von vier Katzenembryonen. Mediale Ansicht (50/1).
Fig. 14. Embryo von 8 mm Nstl.
Fig. 15. - - 8,8 - -
Fig. 16. - - 9,5 - -
Fig. 17. - - 11 - -

Tafel XIV.

Fig. 18—24. Ideale Längsschnitte durch embryonale Katzenköpfe (12,5/1).
Fig. 18. Embryo mit 10 Urwirbeln.
Fig. 19. - - 13 -
Fig. 20—22. Drei stark spiral gekrümmte Embryonen.
Fig. 23. Embryo 9 mm Nstl.
Fig. 24. - 14 - Nstl.

Nachwort.

Die Korrekturen des vorstehenden Aufsatzes waren längst erledigt, als mir Prof. A. Fleischmann den Artikel von H. Fuchs: Über correlative Beziehungen zwischen Zungen- und Gaumenentwicklung der Säugerembryonen, nebst Betrachtungen über Erscheinungsformen progressiver und regressiver Entwicklung (Zeitschrift für Morphol. u. Anthropol., Bd. XIII, 1910, S. 97—130) übersandte mit der Aufforderung, dessen Inhalt nachträglich zu berücksichtigen, um die Literaturübersicht zu vervollständigen.

Eine Mißbildung des sekundären Gaumens und der Zunge bei einem neugeborenen Kinde, die in der Sammlung des pathol. anat. Institutes zu Straßburg aufbewahrt wird, bot Fuchs den Anlaß, seine Ansicht über die Stellungsänderung der embryonalen Gaumenfalten darzulegen. Er nimmt mit His an, daß die in die Gaumenrinne eingeklemmte Zunge (Fig. 16, 17, 20—23, 25—29; Taf. XIII, Fig. 11 und 11*a*) die abwärts gerichteten Gaumenfalten hindere, in die Höhe zu steigen und sich horizontal einzustellen, aber bezweifelt mit A. Pölzl, daß das für die Umlagerung der Falten unerläßliche Ausweichen der Zunge samt der Senkung des Unterkiefers durch aktive Muskelkontraktion bewirkt werde. Das verhältnismäßig ganz außerordentliche Wachstum der Zunge spiele vielmehr die Hauptrolle. Nach Vereinigung ihrer caudal hintereinander liegenden Primäranlagen liege die kleine Zunge ganz hinten in der Mundhöhle und nehme schnell an Größe, besonders an Länge zu. Ihre Spitze komme immer weiter oral, trete schließlich in die Mundspalte, welche durch die von hinten andringende Zunge gleichsam gesprengt werde, während der Unterkiefer nach unten rotiere, d. h. von der Schädelbasis und Munddecke durch Senkung entfernt werde.

Wenn die Zunge weiter wachse, trete sie noch mehr aus der Mundspalte hervor; die Entfernung des Unterkiefers und damit auch der Zunge vom Oberkiefer und der Schädelbasis werde größer, vielleicht unterstützt durch Hebung des Oberkiefers und des neuralen Kopfteiles. Schließlich erreiche die Entfernung einen solchen Grad, daß die emporsteigenden Gaumenfalten keinen nennenswerten Widerstand mehr träfen.

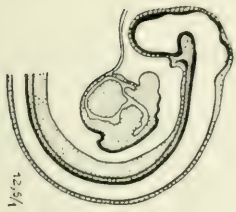


Fig. 20 (12,5/1).

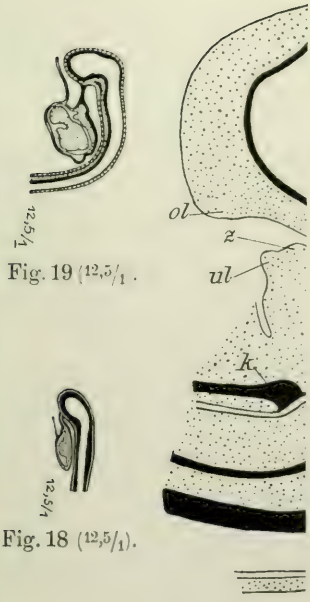


Fig. 19 (12,5/1).

Fig. 18 (12,5/1).

Fig. 20 125/1

Fig. 21 125/1

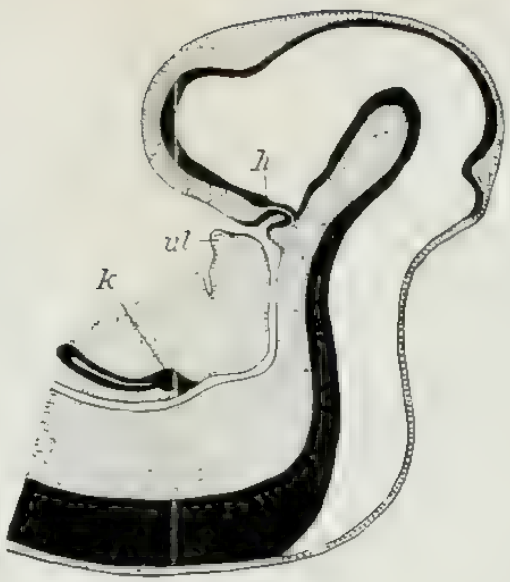


Fig. 22 125/1

Fig. 19 125/1

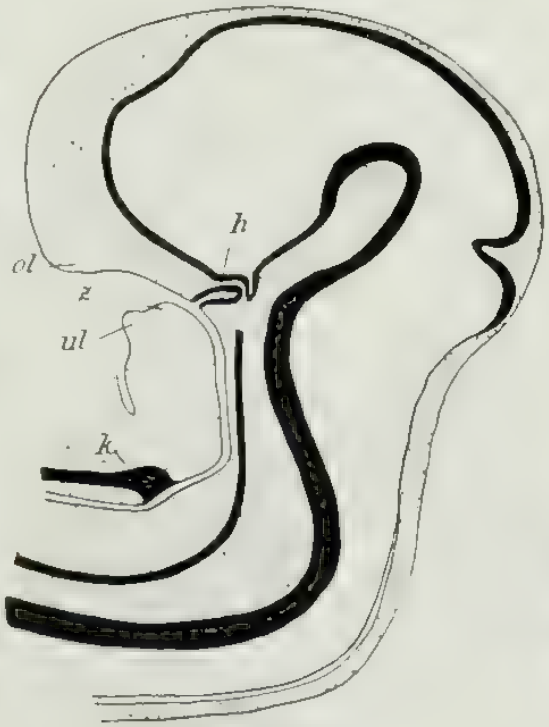


Fig. 23 125/1

Fig. 18 125/1

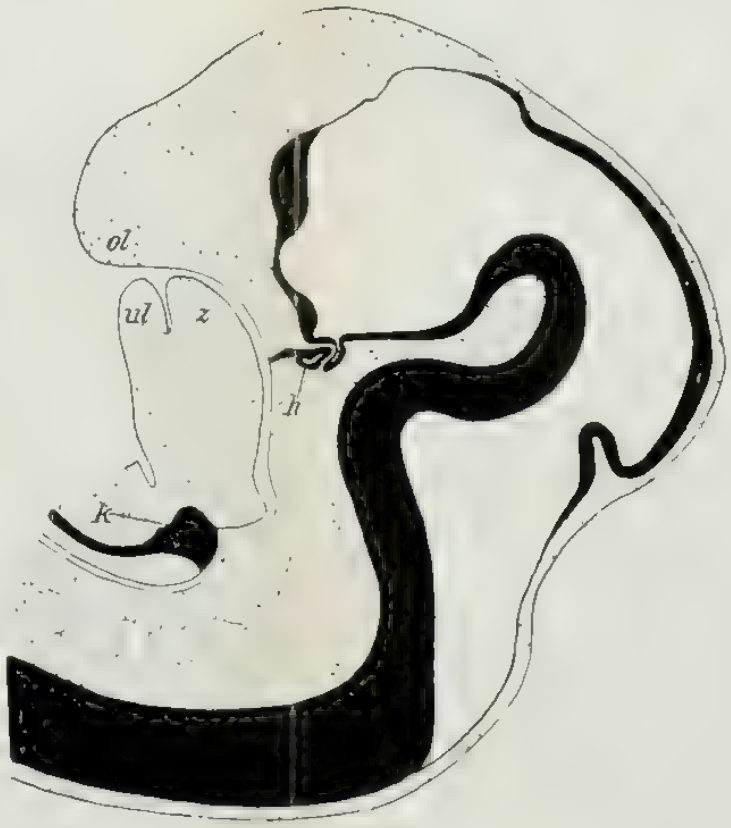


Fig. 24 125/1

Daher beseitige die Zunge selbst vermöge ihres außerordentlichen Längenwachstums das Hindernis des Gaumenschlusses, indem sie die Öffnung des Mundes und die Senkung des Unterkiefers veranlasse.

Sehr heftig polemisiert Fuchs gegen A. Pölzl, obwohl er ihre Meinung teilt, daß die Zunge erst tief in der Mundhöhle liegt und aus dem Raum zwischen den Gaumenplatten heraustritt. Er gibt an, A. Pölzl habe den Satz aufgestellt, große Teile der Gaumenplatten wüchsen überhaupt nicht senkrecht, sondern gleich in horizontaler Richtung median vor, daher brauchten sie keine Umlagerung zu erfahren und bekämpft denselben mit großer Ausführlichkeit. Diese Ansicht hat jedoch A. Pölzl gar nicht vertreten. Ich verweise auf mein Referat (S. 40—41), woraus deutlich hervorgeht, daß A. Pölzl ebensogut wie wir alle die Gaumenanlage nach innen unten gerichtet neben der Zunge beobachtet hat. Sie glaubt bloß nicht, daß ihre Stellung geändert wird, sondern entscheidet sich für eine Formänderung, welche erst erfolge, nachdem die Zunge durch Wachstumsdifferenzen im Gesicht und an der Schädelbasis so weit nach vorn und unten gelangt sei, daß der Zwischenkiefer sowie die Anlage des harten Gaumens über ihr, der weiche Gaumen hinter ihr liege. Die Schließung des sekundären Gaumens werde also dadurch ermöglicht, daß die Zunge aus dem Raume zwischen den Gaumenplatten nach vorn hinauswachse. Ich kann nun keinen so wesentlichen Unterschied zwischen den beiden Darstellungen erkennen, um die schroffe Polemik von Fuchs für gerechtfertigt zu halten.

Über das Emporsteigen der Gaumenplatten teilt Fuchs die Ansicht Schorrs, daß verstärktes Wachstum auf der unteren (lateralen) Seite an der Basis der Gaumenfalten schließlich ihr Emporsteigen bewirke. Das erhöhte Wachstum beginne schon, wenn die Zunge noch tief zwischen den Gaumenplatten stecke. Das Emporsteigen erfolge dann ebenso plötzlich als das Abwärtstreten der Zunge.

Sehr unwahrscheinlich ist mir die Annahme von Fuchs, daß die Zungenspitze gleich einem Keile die Mundspalte sprenge und den Unterkiefer vom Oberkiefer entferne. Ich habe an Schnittbildern und Modellen (Taf. XIV, Fig. 22—24; Taf. XII, Fig. 4, 5, 6) gerade im Gegenteil das vordere Zungenende (*Z*) dicht hinter dem Unterlippenwulst (*ul*) beobachtet.

Auch an den Gesichtsmodellen (Taf. XII, Fig. 3—6) kommt mir die Mundspalte nicht so eng vor, daß sie durch die Zunge gesprengt werden müßte. In der ganzen Larvenperiode fällt sogar die

relativ weite Eingangsöffnung der Mundhöhle auf. Wenn die Umwandlung ins Katzengesicht beginnt, setzt das Schnauzenwachstum ein, das sich an den beteiligten Regionen: Oberlippe, Unterlippe, Zunge ziemlich gleichmäßig äußert. Erst nach Verschmelzung der Gaumenbrücken ragt die Zungenspitze zwischen den Lippen hervor (Fig. 7). Die von Fuchs (Fig. 22—27) gezeichneten Katzenköpfe sind aber für seine Behauptung nicht beweiskräftig, weil sie von Embryonen genommen sind, die längst das Stadium des Gaumenschlusses überschritten haben.

Fuchs hat eben einseitig sein Augenmerk auf das Längenwachstum der Zunge gerichtet und das Wachstum der gesamten Mundhöhle außer acht gelassen. Mit der Volumenzunahme des Kopfes, die an den Gesichtsmodellen und Längsschnitten deutlich abzulesen ist, geht eine fortschreitende Vergrößerung und Formänderung des Zungenwulstes, der Zungenfurchen, Kaumschen, Grenzleisten und Gaumenrinne Hand in Hand. Besonders die seitlichen Zungenfurchen, welche enge Complementärformen der Grenzleisten sind, ändern sich; zugleich erfolgt die Bildung und Verschmelzung der Gaumenbrücken, die Vergrößerung der Mundwand und der anstoßenden Mesodermmassen. Die Verknöcherung schreitet zusehends weiter, bis endlich die mächtigen Proportionen aller Mundorgane des geburtsreifen Individuums erreicht sind.

Es scheint mir daher nicht berechtigt, das Längenwachstum der Zunge allein als den ausschlaggebenden Faktor für die Gaumenbildung herauszuheben.

Ich fasse mein Urteil zum Schlusse bündig zusammen: Fuchs hat den Gedanken von His, die Zunge müsse ausweichen, um die Veränderung der Gaumenfortsätze zu ermöglichen, mit andern Worten ausgesprochen, indem er statt Zungenmuskelbewegung den Ausdruck: Entfernung der Zunge vom Oberkiefer und der Schädelbasis gebraucht, aber er hat den Vorgang weder genauer, noch an besseren Präparaten als seine Vorgänger verfolgt und die von mir eingehend belegte Metamorphose der Mundhöhle nicht beachtet.

X.

Über den Begriff „Gaumen".

Kritische Betrachtungen

von

Dr. **A. Fleischmann.**

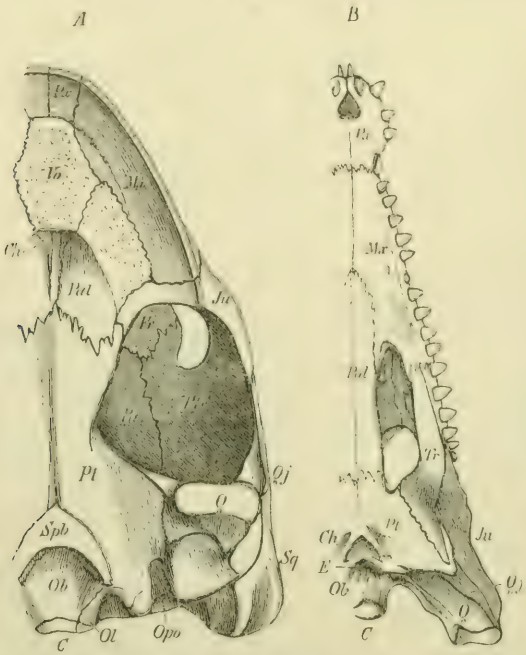
Mit 27 Figuren im Text.

Vor etlichen Jahren hatte ich daran Anstoß genommen, daß der Begriff »Gaumen« und manch andre für die Zwecke der Säugeranatomie gebildete Worte ohne weiteres auf Eigenschaften der Reptilien übertragen werden und damit eine unsichere Definition erhalten. Deshalb ließ ich fünf meiner Schüler die Beschaffenheit des Munddaches und seine Beziehungen zu den Nachbarteilen, besonders zur Nasenhöhle, bei verschiedenen Amnioten studieren, damit ich die sachlichen Unterlagen für die Kritik gewänne (2).

Wer der Geschichte des Problemes nachgeht, findet den Ausdruck »Gaumen« hauptsächlich im osteologischen Sinne gebraucht; denn die anatomischen Vergleiche haben zuerst das Knochengerüste betroffen und hängen noch heute gerne daran. Der Umstand, daß die Knochen Prämaxilla, Maxilla, Vomer, Palatinum, Pterygoid in medianer Naht zusammenstoßen, bestimmte Cuvier, seine Zeitgenossen und die nachfolgenden Geschlechter, vom »harten Gaumen« der Krokodile und Schildkröten zu sprechen. Obgleich die eindringliche Analyse der Schädel jedermann davon überzeugt, daß der Terminus »Gaumen« am Schädel eines Säugers, Krokodils oder einer Schildkröte durchaus verschiedene Formzustände der beteiligten Knochen meint, hat doch der langjährige Gebrauch desselben Wortklanges für große Kontraste die anatomische Spekulation auf eine falsche Bahn geleitet und das Streben wachgerufen, Vorstufen des Gaumens bei den Reptilien zu suchen, weil man diese gewohnheitsmäßig als die niedrigsten Amnioten einschätzte, was gar nicht richtig war.

Angesichts der osteologischen Tatsachen (Fig. 1) hätte man die Unterbegriffe: Säugergaumen, Krokodil-, Schildkrötengaumen bilden und scharf auseinanderhalten sollen. Das geschah jedoch nicht; der Mißbrauch des Begriffes »Gaumen«, der eine Übereinstimmung vortäuschte, welche in der Tat gar nicht vorhanden ist, wurde sogar mit der von DURSY zuerst vertretenen Ansicht kombiniert, daß der

Fig. 1.



Untere Ansicht der Knochenschädel *A* von *Chelonia*, *B* von *Crocodilus* nach C. GEGENBAUR. *C* Condylus occipitalis, *Ch* Choane, *Fr* Frontale, *Ju* Jugale, *Mx* Maxillare, *Ob* Occipitale basilare, *Ol* Occipitale laterale, *Opo* Opisthoticum, *Pa* Parietale, *Pal* Palatinum, *Pfr* Postfrontale, *Pt* Pterygoid, *Px* Praemaxillare, *Q* Quadratum, *Qj* Quadratojugale, *Spb* Basisphenoid, *Sq* Squamosum, *Tr* Transversum, *Vo* Vomer.

Säugergaumen in Form von embryonalen Gaumenfortsätzen entstehe, welche sich später aufrichten und verschmelzen. Letztere besitzen zwar keine Knochenanlagen; die Ossification beginnt erst nach der Umbildung der embryonalen Gaumenrinne. Aber die durch die falsche Terminologie unterstützte Spekulation begann allmählich bei den Sauriern, welchen man wegen des offenkundigen Widerspruchs der Tatsachen keinen Gaumen zuerkennen konnte, wenigstens nach Anfängen desselben, d. h. nach Gaumenfortsätzen zu suchen. Angeregt war dieses präjudicielle Denken schon durch die Darstellung

in den Lehrbüchern von C. Gegenbaur und R. Wiedersheim, bestimmter wurde es durch die Studien von C. Busch (1) formuliert. Derselbe fand bei den Sauriern (Fig. 2), was er zu finden gesucht hatte, nämlich die Vorstufen und eine aufsteigende Reihe der Vervollkommnung der Gaumenfortsätze, sogar die Anlage eines wirklichen Ductus nasopharyngeus. E. Göppert (4) bemühte sich bald nachher, zur Ergänzung der rein anatomischen Beschreibung den physiologischen Wert der Gaumenfortsätze bei Sauropsiden darzulegen und zu zeigen, daß die von Busch (1) beschriebenen Gaumenfalten wegen des engen Anschlusses an Zunge und Kehlkopf auch nützlich gewesen, darum erhalten und zu höherer anatomischer Vollkommenheit entwickelt worden seien.

Fig. 2*a*.

Fig. 2*b*.

Querschnitte durch den Kopf von *Platydactylus* nach E. Göppert.
Cav. nas Nasenhöhle, *Conch* Muschel, *D. nas.-ph* Ductus nasopharyngeus, *G.F* Gaumenblatt *G.M* Vomerpolster, *G.R* Gaumenspalte, *H* Hyoid, *Ling* Zunge, *Mand* Unterkiefer.

Hier setzten die Untersuchungen meiner Schüler (2) O. Hofmann, W. Sippel, G. Aulmann, K. Thäter, E. Pohlmann ein. Mit wachsender Bestimmtheit zersplitterten sie die eben skizzierten Vorurteile und erwiesen die Unmöglichkeit, die Termini der Säugeranatomie auf das Munddach der Sauropsiden zu übertragen; denn wir bewiesen folgende Thesen:

1. Die sog. Gaumenblätter (Busch) der Saurier (Fig. 2*a*, *b*, *GF*) sind nicht Seitenfalten, sondern Abschnitte des Mundreliefs.

2. Die sog. Gaumenspalten (Busch, Mihalkovics) der Saurier (Fig. 2*a*, *GR*) sind Teile der Nasenschläuche und darum nicht die Vorstufen zur Herstellung einer sekundären Mundhöhle.

3. Der sog. Ductus nasopharyngeus (Busch) der Scinciden ist die von den Palatopterygoidkanten verdeckte Orbitalmulde und dem gleichnamigen Kanale der Säuger ebensowenig homolog als der Sulcus nasopharyngeus (Göppert) (Fig. 2*b*, *D. nas.-ph.*).

4. Die sog. Gaumenfortsätze (Göppert) der Vögel sind überhaupt keine Fortsätze, sondern Abschnitte des soliden Munddaches.

5. Der sog. »unvollkommene Ductus nasopharyngeus« (Göppert) der Vögel ist die Orbitalmulde oder das dorsale Stockwerk der Mundhöhle.

6. Die sog. sekundäre Choane (Göppert) der Vögel ist der von den Orbitalkanten umsäumte Eingangsspalt in die Orbitalmulde.

7. Die Choanen der Vögel liegen an der oralen Wand des vorderen Abschnittes der Orbitalmulde, welchen Sippel Subchoanalraum nannte.

8. Die Gaumenrinne der Säuger besitzt einen morphologischen Sonderwert, sie ist keiner bleibenden Einrichtung in der Mundhöhle der Sauropsiden vergleichbar.

9. Die embryonale Mundhöhle der Säuger gliedert sich in die Kaumschen und die Gaumenrinne. Die Grenze der drei dorsal verschieden gekrümmten Abschnitte wird durch die Gaumenleisten, bzw. Zungenfurchen gesteckt.

10. Das definitive Munddach der Säuger entsteht durch Verschmelzung der am Ende der Larvenperiode neu auftretenden Gaumenbrücken. Die Gaumenleisten haben damit nichts zu tun, sondern verstreichen.

11. Die Gaumenleisten sind homolog den Grenzleisten (Göppert) der Saurier und Vögel.

Unsere Revision hat also erwiesen, daß sowohl das Wort »Gaumen« als die verschiedenen Composita desselben mit Unrecht zur Beschreibung der Verhältnisse bei Sauropsiden und das Wort »Falte« fälschlich auf beliebige Reliefbesonderheiten der dorsalen Mundwand angewendet wurden. Da der Begriff »Gaumen« zuerst für die Säuger geschaffen ward, halte ich es für angemessen, seine Gültigkeit auf diese Gruppe zu beschränken und ihn für die Sauropsiden ganz zu verpönen. Dasselbe gilt für den Namen »Ductus nasopharyngeus«. Der Ausdruck »sekundäre Choane«, der rein osteologisch gedacht ist und ein Intervall am Säugerschädel kennzeichnet, kann bei der Beschreibung der Weichteile nicht gebraucht werden. Demnach schlage ich vor, die Ausdrücke: primäres, sekundäres Munddach, Gaumenfalten, sekundäre Choane ganz abzuschaffen und einfach zu sagen: die Säugetiere allein besitzen einen wahren Gaumen; allen Sauropsiden fehlt dieses Merkmal.

Nicht einverstanden mit meiner Reform ist H. Fuchs (3), welcher vor ein paar Jahren (1907/08) angeregt durch meinen Widerspruch die Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren weitläufig erörterte. Während er der von meinen Schülern

geübten Betrachtungsweise und Terminologie größtenteils beitrat, wandte er altem Herkommen getreu das Wort »Gaumen« auf die Reptilien, speziell Schildkröten und Krokodile an und verirrte sich in den Schwierigkeiten, welche mich bewogen hatten, eine kritische Analyse über den Geltungsbereich des Begriffes einzuleiten. Die Lektüre seiner Abhandlung gewährt das seltene Schauspiel, daß der Autor seine Nomenklatur vielfach entschuldigt und, um Mißverständnisse zu vermeiden, wiederholt die großen Differenzen der mit *demselben* Wortklange belegten anatomischen Verhältnisse hervorhebt. Das wäre nicht nötig gewesen, wenn Fuchs sich von vornherein entschlossen hätte, das Wort »Gaumen« auf die Säuger einzuschränken. Allein er war eben in der alten Meinung befangen, daß unter den Amnioten mehrere Typen der Gaumenbildung, ja sogar eine Urform derselben existiere, und konnte meine radikale Reform natürlich nicht billigen, weil damit seine allgemeine Ansicht hinfällig geworden wäre. Ich fasse die wichtigsten Punkte seines Ideenganges in kurze Leitsätze zusammen, um die Fehler augenscheinlich zu machen:

1. Die Saurier besitzen keinen sekundären weichen Gaumen, nur die Vorstufen dazu in den »medialen Seitenfalten«, welche die mediale Seite der Orbitonasalmulde begrenzen und den weichen Gaumenfortsätzen der Säuger verglichen werden können. An den Maxillae und Palatina sind »Ansätze« zu knöchernen Gaumenfortsätzen, mindestens zu Fortsätzen, welche als *Homologon* der jungen knöchernen Gaumenfortsätze bei Säugern zu betrachten sind.

2. Die durch die Palatopterygoidkanten verdeckte Interorbitalrinne der Scincidae ist eine Neuerwerbung in Form eines Ductus nasopharyngeus. Die medianen Fortsätze der Palatina sind den medialen Fortsätzen der Säugerpalatina *homolog*.

3. Der sekundäre Gaumen und die sekundären Choanen der Schlangen sind absolut *nicht homolog* den gleichnamigen Gebilden der Säuger.

4. Vielen Schildkröten kommen unleugbar ein sekundärer Gaumen, ein sekundäres Munddach und sekundäre Choanen zu, aber diese sind den Einrichtungen bei Säugern *weder vergleichbar noch homolog* und sollten eigentlich durch die Worte: Tegmen oris primarium commutatum (s. novatum) und Choanae reliquae bezeichnet werden. Ein Ductus nasopharyngeus wird überhaupt *nicht* gebildet.

5. Die Krokodile besitzen einen sekundären Gaumen, einen

echten Ductus nasopharyngeus, eine sekundäre Mundhöhle, eine sekundär vergrößerte Nasenhöhle und sekundäre Choanen. Ihre Gaumenfalten sind denen der Säuger nicht homolog. Die Gaumenfortsätze der Maxillaria, Palatina, Pterygoidea sind den Fortsätzen der entsprechenden Säugerknochen homolog. Was den Ductus nasopharyngeus anlangt, so herrscht in der Nasengegend keine Homologie, sondern große Differenz. Der Orbitalteil des Ductus ist dagegen dem orbitalen Abschnitte des Ductus der Säuger in gewissem Sinne gleichwertig, weil beide aus dem dorsalen Abschnitte der Orbitalmulde hervorgehen, jedoch nicht homolog in den Prozessen, welche ihn aus der Mundhöhle herausschneiden. Die Bildung der Scheidewand des Ductus ist von der Bildungsart bei Säugern verschieden.

Wenn ich ganz davon absehe, was in diesen Sätzen durch unzureichende Beobachtung verfehlt ist, und dafür auf den kritischen Bericht von K. Thäter und mein weiter unten folgendes Resümee verweise, so scheinen mir gerade die Verklausulierung und die kategorische Abschwächung, unter welcher Fuchs den Gebrauch des Wortes »Gaumen« für einzelne Reptiliengruppen noch möglich hielt, ein schlagender Beweis für meine resolute Entscheidung der Frage. Welchen Wert soll das konservative Beharren auf der Nomenklatur einer früheren wissenschaftlichen Periode haben, welche die uns heute interessierenden Probleme nicht ahnen und darum auch nicht für die erforderliche Bestimmtheit der Begriffe sorgen konnte? Ich fürchte die Gefahr der Mißverständnisse, wenn das gleiche Wort »Gaumen« für mehrere in keiner Hinsicht homologe Bildungen gelten soll, besonders aus dem Grunde, weil recht viele Leute, welche das Wort wiederholen werden, die reellen Verhältnisse nicht aus eigener Anschauung kennen und durch den Wortklang zu einer unrichtigen Gedankenschematisierung verführt werden. In andern Fällen, z. B. wenn das Wort »Flügel« mit demselben Unrechte für Vögel und Insekten gebraucht wird, mag die Gefahr nicht so groß sein, da der grundsätzliche anatomische Kontrast vor aller Augen liegt. Aber in unserm Falle rate ich entschieden ab, den Begriff Gaumen bei der Beschreibung des Munddaches der Sauropsiden und seines Knochengerüstes beizubehalten.

Dann wird man vor der unhaltbaren Konsequenz bewahrt, daß es zwei Arten von sekundärem Gaumen bei Säugern und Schildkröten gebe, welche einander nicht verglichen werden dürfen! Auch würde der sprachliche Zwang aufhören, mit Fuchs die »Ansätze zu

Fortsätzen« an den Palatina der Scincidae sowie an den Maxillae, Palatina, Pterygoidea der Krokodile »Gaumenfortsätze« zu nennen. Die von Fuchs aus dieser Terminologie abgeleitete Folgerung, daß sie den Gaumenfortsätzen der gleichnamigen Säugerknochen homolog seien, halte ich sachlich unrichtig, weil unser Vergleich nicht bloß die Knochen des macerierten Schädels ins Auge fassen soll, wozu die alten Anatomen durch die mangelhafte Technik gezwungen waren, sondern auch die Weichteile in der Umgebung der Knochen berücksichtigen muß. So erst wird eine größere Zahl von Merkmalen erwogen, nach denen sich das Relief der knöchernen Teile sicherer beurteilen läßt, als an den isolierten Knochen allein. Es ist eben ein wissenschaftliches Gebot der Gegenwart, das Skelet als solches nicht mehr isoliert zu studieren. Wie es sich von selbst versteht, z. B. die Knochen der Gliedmaßen mit ihren Gelenken, Bändern, Muskeln, Gefäßen und Nerven zusammenfassend zu betrachten und ihre Besonderheiten aus der gegenseitigen Abhängigkeit der topographisch und funktionell zusammengehörigen Stücke zu begreifen, so ist für die Kopfregion die einseitige osteologische Auffassung, in welcher Fuchs befangen blieb, durch die umfassende Berücksichtigung der Weichteile zu ergänzen. Wer auf Grund meiner Studien einsieht, daß die gleichnamigen Knochen der Säuger und Sauropsiden an der Wand der in sehr verschiedenem Grade modifizierten Mundschlundhöhle liegen, wird die Ähnlichkeiten ihrer groben Form nicht mehr so rasch als Homologien einschätzen!

Indem ich den Geltungsbereich des Begriffes »Gaumen« auf die Säuger einschränke, verwerfe ich durchaus nicht das Bestreben, ein allgemeines Formgesetz für die Eigenschaften der Mundhöhle zu suchen. Die bisher erschienenen Kapitel meiner Studien über die Kopfregion waren ja gerade auf dieses Ziel gerichtet. Ich stimme jedoch Fuchs nicht bei, daß die »Urform für das Munddach aller Reptilien und Säuger« oder der »einfachste Zustand des Amniotenmunddaches« ziemlich rein bei *Hatteria* gegeben sei. Die Frage, ob eine gemeinsame Urform für das Munddach existiere, scheint mir falsch formuliert. So sehr ich überzeugt bin, daß allgemeine morphologische Ähnlichkeiten bestehen, weil die fortschreitende Stilanalyse immer mehr gemeinschaftliche Charaktere der Amnioten nachweist, erblicke ich in dem Suchen nach einer gemeinsamen »Urform« doch nur den letzten Ausfluß der von Busch, Göppert u. a. vertretenen in der falschen Anwendung des Wortes »Gaumen« wurzelnden Denkweise. Viele Anatomen der letzten Jahrzehnte haben sich nicht klar

gemacht, daß die vergleichende Betrachtung in allen Fällen lediglich allgemeine Begriffe erzeugt, welche die Subsumption möglichst vieler Einzelfälle gestatten, aber nie und nimmer eine reelle Urform entdeckt, welche gewissermaßen das anatomische Ahnenmaterial gewesen und sich später in die verschiedenen Artfälle differenziert haben soll. Ebenso wie das Wort »Amnioten« keine reelle Tatsache, sondern ein Name ist, mit welchem eine ungeheure Zahl als ähnlich erkannter Tierarten begrifflich zusammengefaßt werden, bezeichnen die Ausdrücke: »einfachstes Munddach, Gaumen, Choanen« Gattungsbegriffe topographisch-morphologischer Art, um die wissenschaftliche Beschreibung der specifischen Verhältnisse abzukürzen. Solche Allgemeinbegriffe nennt man auch ein Naturgesetz; daher kann man sagen, die vergleichende Betrachtung sucht das gemeinsame Stilgesetz für die Ausbildung der Mundhöhle.

Man kann hierzu verschiedene Wege einschlagen. Die ältere Zeit hat sich notgedrungen an den fertigen Zustand gehalten. Jetzt analysieren wir die embryonalen Stadien der Tiere, weil an ihnen leichter zu durchschauen ist, welche Merkmale specifischen, welche generellen Wert haben und die Einordnung unter einen weiten Begriff ermöglichen. Man darf aber das Resultat der ontogenetischen Stiluntersuchung nicht in der Erklärung von Fuchs sehen, daß die Säugerembryonen einer bestimmten Stufe mit jungen Reptilembryonen, mit den Embryonen der Saurier und *Hatteria* übereinstimmen, noch in dem von Fuchs häufig wiederholten Satze, daß *Hatteria* auch im erwachsenen Zustande embryonale Verhältnisse von denkbar einfachster Form offenbare.

Der zweite Satz ist unrichtig, weil die embryonalen Verhältnisse gegen den erwachsenen Zustand durch ihre Kleinheit, ganz andre Proportionen und weit einfachere vom minimalen Volumen erzwungene Formen kontrastieren. Den ersten Satz halte ich ebenfalls nicht für zutreffend, weil die Säugerembryonen auf jeder Stufe des Uterinlebens von den Embryonen der Reptilien durch scharfe, untrügliche Merkmale unterschieden sind. Wer wenig Schnitte gesehen hat, könnte vielleicht an die Übereinstimmung im Baue der Mundhöhle glauben! Aber dann braucht man ihm bloß die Nachbarorgane: Zahnanlagen, Zunge, Kehlkopf, Nasenschläuche, Augen zu demonstrieren, und er wird einsehen, daß die Behauptung: »Reptilien und Säuger machen samt und sonders eine Zeitlang eine völlig gleichgerichtete Entwicklung durch und kommen so schließlich zu einer allen Amnioten gemeinsamen Entwicklungsstufe«, bloß zu Miß-

verständnissen führt, da sie einseitig einige Ähnlichkeiten allgemeiner Art, nämlich das primitive Munddach, die primitiven Choanen, die Orbitonasalmulde und die allgemeine Form der Nasenschläuche betont, aber die zugleich bestehenden Unterschiede vergißt.

Den entwicklungsgeschichtlichen Studien lege ich keinen geringeren Wert bei als Fuchs, aber ich fasse für mein Urteil eine größere Anzahl von Merkmalen zusammen und gelange zu andern Resultaten. Gemeinsam finde ich bei den von mir untersuchten Amniotenembryonen die engen Lagebeziehungen der durch die Choanen kommunizierenden Nasenhöhlen und Mundhöhle, die Gliederung der letzteren in zwei Abschnitte: Mittelraum und Randnische, die Formspiegelung der dorsalen und ventralen Wand des Mittelraumes. Das sind jedoch ganz allgemeine Beziehungen der Lage und Raumeinteilung, welche von vielen Varianten modifiziert und in jeder Klasse besonders geartet sind, so daß bei Beachtung aller Merkmale von einer Übereinstimmung keine Rede sein kann. Je besser man in die Einzelheiten des embryonalen Geschehens eindringt, desto deutlicher enthüllt sich der specifische, zum definitiven Endzustand führende Gang der Entwicklung. Schon an ganz jungen Stadien erkennt der geübte Embryologe in unscheinbaren Zügen die Klassenverschiedenheit, welche für den erwachsenen Zustand längst bekannt ist. Man hat nur früher nicht genug empirisches Material gesehen, um die systematische Diagnostik mit der gleichen Schärfe auf Embryonen anzuwenden. Darum hat sich aus jener Zeit der Satz erhalten, die Ähnlichkeit der Amnioten sei auf den jungen Stadien viel größer. Derselbe trifft jedoch nicht die Tatsachen. Die Ähnlichkeit ist nicht größer, sondern leichter festzustellen, weil am Embryo relativ wenig Merkmale ausgebildet sind und ein großer Teil der Artcharaktere, besonders diejenigen, welche für die grobe Diagnostik des Systematikers in Betracht kommen, noch fehlt, bzw. in außerordentlich kleinen Dimensionen angelegt ist.

Übrigens ist nicht bloß der Begriff »Gaumen« durch die eben gerügten Mißstände für den modernen Gebrauch unzureichend, sondern auch der in der Kopfregion liegende Eingangsraum des Darmes wird durch die Worte: »Mundhöhle«, »Rachenhöhle« oder »Kopfdarmhöhle« schlecht bezeichnet. Ich schlage vor, künftighin den Ausdruck Stomopharynx zu verwenden, indem ich von der längst bekannten Tatsache ausgehe, daß derselbe aus einem ectodermalen Anteile, dem Stomodäum, und einem entodermalen Stücke, dem Pharynx, entsteht. Beide werden in ungleichem Verhältnisse

angelegt, weil der entodermale durch die Schlundtaschen ausgezeichnete Anteil zuerst auftritt und vor ihm bzw. vor der primären Rachenmembran das Stomodäum als eine winzig kleine, von den Unterlippen- und Oberlippenwangenwülsten eingerahmte Grube gebildet wird, welche mit der Differenzierung des Gesichtes langsam an Größe und Umfang zunimmt. Nach der Resorption der Rachenmembran fließen Stomodäum und Pharynx in einen gemeinsamen Raum, eben den Stomopharynx, zusammen. Man war bisher damit zufrieden, denselben als Mundhöhle zu bezeichnen, aber der morphologische Vergleich erheischt es unbedingt, die ectodermalen und entodermalen Anteile seiner Wand scharf zu unterscheiden. Wie ich bereits durch G. Aulmann (2) aussprechen ließ, nehme ich die Wurzelstelle der Hypophyse als sichere Grenzmarke des Ectodermepithels an und halte den durch die seitlichen Zungenfurchen begrenzten Zungenwulst für ein Gebilde des Mundbodens, während die Tuben und der Kehlkopf unzweifelhaft entodermale Produkte sind. Durch die gegenseitige Lagebeziehung dieser vier Elemente läßt sich das Relief des Stomopharynx vorderhand in befriedigender Weise beurteilen, wenngleich ich von der Zukunft eine noch größere Genauigkeit erwarte.

Gemeinsame Stilcharaktere des Stomopharynx der Amnioten sehe ich in folgenden Punkten:

Regelmäßige Anlage eines dorsal gekrümmten Mittelraumes und einer denselben bügel- oder Π-förmig umrahmenden Randnische, deren Flügel längs der rechten und linken Seite des Mittelraumes bis zu den Kaumuskelwülsten reichen, ferner die in strenger Matrizenabhängigkeit erfolgende Entwicklung von Munddach und Mundboden während der frühen Embryonalzeit. Die Dimensionen sowie die speziellen Formzüge der großen Hauptabschnitte sind in einzelnen Gruppen sehr verschieden. Daher muß man zwei Haupttypen des Mundstiles gut auseinanderhalten. Der eine herrscht bei den Säugetieren und ist durch die mächtige Rand- oder Kaunische und schwache Ausbildung des lediglich in früher Embryonalzeit bestehenden Mittelraumes ausgezeichnet, welcher durch eine aus symmetrischen Anlagen verwachsende Gaumenbrücke eingeengt und ganz von der Kaunische abgetrennt wird, so daß ein Munddach mit wahrem Gaumen entsteht.

Der andre Haupttypus umfaßt alle Sauropsiden. Für sie gilt das gerade Gegenteil der bei den Säugern herrschenden Verhältnisse.

I. Mamalia.

Die embryonale Plastik des Stomodäums gipfelt in der Schaffung einer geräumigen Kaunische, welche dank den in sie einragenden, breiten Zahnkronen zum Mahlen der Nahrung dient, während der kleine Mittelraum zu einem Teile des Ductus nasopharyngeus umgebildet wird. Außerdem ist als wichtiges Stilmerkmal hervorzuheben, daß die Gliederung in zwei Stockwerke über das Stomodäum, d. h. die Hypophysenwurzel hinausreicht und auch den vorderen Teil des Pharynx in zwei gesonderte Kanäle zerlegt.

Der Mittelraum (= Gaumenrinne) besteht bloß bei kleinen Embryonen (1,8 cm Sstl. kleine Arten, 2,8 cm Sstl. große Arten) als ein

Fig. 3.

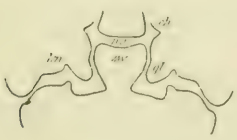


Fig. 4.

Fig. 5.

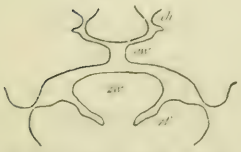
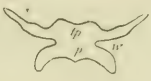


Fig. 6.



Querschnitte durch Mund- und Rachenhöhle der Hauskatze.
Fig. 3 und 4: Embryo 1,85 cm Sstl. Fig. 5 und 6: Embryo 2,1 cm Sstl. Vergr. 8/1.
ch Choane, *gl* Grenzleiste, *gw* Gaumenbrücke, *kn* Kaunische, *mr* Mittelraum, *p* Kehlrachen, *t* Tube, *tp* Tubopharynx, *w* weicher Gaumen, *zf* Zungenfurche, *z* Zunge.

offenes dorsales Stockwerk des Stomodäums (Fig. 3, 4), das durch die Grenzleisten *gl* (oder Gaumenplatten) von dem rechten und linken Flügel der Kaunische *kn* geschieden ist. Im Gegensatz zu den Sauropsiden sind die Grenzleisten einander parallel gerichtet, und die beiden Seitenwände des Mittelraumes steigen von den Grenzleisten ziemlich vertikal gegen das flache dorsale Dach empor. Daher zeichnet sich die Eigenart der Gaumenrinne auf Querschnitten (Fig. 3, 4) in einer viermal rechtwinklig geknickten Linie ⎍. Der Mittelraum verflacht oral; denn die parachoanale Wand, d. h. der Teil seines medianen Dachstreifens, an welchem die langen Choanen liegen, fällt schräg geneigt gegen die Oberlippe. Da Dach und Boden in engster Formspiegelung stehen, entspricht dem engen Mittelraum ein schmaler Zungenwulst *zw*, welcher ebenfalls schräg gegen

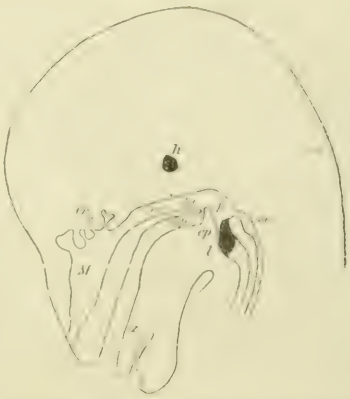
die Unterlippe ausläuft. Die Seitenflügel der Kaumische verbreiten sich nach hinten und nehmen an transversaler Ausdehnung ab, je mehr sie sich dem Rachen nähern, daher hat die Horizontalprojektion der Kaumische etwa birnförmigen Umriß. Anfangs ist die Kaumische in dem kleinen Kopfvolumen dorsal aufgekrümmt (Fig. 4) und durch die Grenzleisten *gl*, bzw. Zungenfurchen *sf* gegen den Mittelraum *mr* abgesetzt. Wenn später mit dem allseitigen Wachstum des Kopfes das Stomodäum an transversaler Breite gewinnt, verlieren (Fig. 5) die Seitenflügel der Kaumische die dorsale Beugung und die Grenzleisten am Dache verstreichen, aber am Mundboden bleibt die ursprüngliche Gliederung erhalten. Die tiefen, den Grenzleisten in negativer Matrizenform korrespondierenden Furchen *sf* heben die Zunge d. i. den ventralen Mittelwulst *zu* von den Kaumischenboden ab.

Das enge Lumen des dorsalen Mittelraumes wird durch mediane Verwachsung (Fig. 5) der dorsal oberhalb der Grenzleisten neu differenzierten Gaumenbrücken *gw* verdrängt. Bloß ein schmaler dorsaler Teil desselben dauert als Lichtung eines niedrigen Kanales, in welchen die Choanen kraft ihrer unveränderten Lage einmünden, und geht hinter der Hypophyse ohne scharfe Grenze in den Pharynx über. Der ventrale Teil des Mittelraumes mit der Zunge und die Zahnnischen werden zur Kaukammer ausgebildet.

Auch der Pharynx erleidet sehr wichtige, mit der morphologischen Gliederung des Stomodäums einhergehende Veränderungen. Diese bestimmen mich, zwei Abschnitte des embryonalen Pharynx zu unterscheiden: einen hinteren einheitlichen Raum *p*, welcher den Kehlmund samt Epiglottis *e* und den Ausgang in den Ösophagus *oe* enthält, und einen vorderen (dorso-ventral niedrigen, transversal schmalen) Teil, an dessen Seitenwänden die Eingänge in die Tubae Eustachii liegen. Unterhalb derselben treten (Fig. 6) zwei schmale Seitenwülste (Rachenbrücken) auf und scheiden durch ihre mediane Verschmelzung zum sog. weichen Gaumen *w* das Lumen in zwei dorso-ventral übereinanderliegende Kanäle von ungefähr rechteckigem Querschnitte, welche mit den beiden Teilstücken des Stomodäums direkt zusammenhängen. Der obere Kanal, Tubopharynx *tp*, mit den beiden Tubenöffnungen bildet die direkte Fortsetzung (Fig. 7) des vom Mittelraum abgetrennten postchoanalen Kanales *cs*; der untere Gang *gp* Glossopharynx bildet eine direkte Verlängerung der Kaukammer. Den Ausdruck Ductus nasopharyngeus fasse ich jetzt in einem andern Sinne als die Autoren und ich selbst in früheren Abhandlungen, weil ich durch meine Studien eingesehen habe, daß ich mit

A. Beecker unrecht hatte, den ganzen von den Choanen bis zum Rachensegel reichenden Gang (= *cs* + *tp*) als einheitliches Gebilde anzusprechen. Wenn man sich nicht vor der Einführung neuer Termini scheut, wäre es freilich noch richtiger, den ectodermalen Anteil *cs* als Canalis choano-stomalis und den später durch Addition des Tubo-pharynx *tp* erzeugten Gang als Ductus naso-pharyngeus zu bezeichnen. Dann bliebe der Sinn des längst eingebürgerten Wortes unberührt und doch würde der besseren embryologischen Erkenntnis Rechnung getragen.

Fig. 7.



Längsschnitt durch den Stomopharynx eines Schafembryos 3,6 cm Sstl. Vergr. 4/1.
Cr Cribrum, *cs* Canalis choanostomalis, *ep* Epiglottis, *gp* Glossopharynx, *h* Hypophyse, *l* Larynx, *M* Muschelregion, *oe* Ösophagus, *p* hinterer Pharynx, *z* Zungenwulst.

Die totale Neumodellierung, welche das Stomodäum mit der Einfügung eines soliden Zwischenbodens oder Gaumenstreifens in den Eingang der Gaumenrinne, sowie der Pharynx durch die Zerlegung in Tubopharynx und Glossopharynx erfahren, ist die Vorbedingung für die Entwicklung der Epithelglocken der hinteren Zahnleistenstrecke zu mahlenden Backzähnen (Prämolaren bzw. Molaren) mit breiter Krone. Die starken Wurzeln derselben werden von entsprechend kräftigen Knochenmassen der Maxillaria umgeben, welche in einer sog. Naht zusammenstoßen, wie die außer Beziehung zu den Backzähnen stehenden Palatina. Dadurch wird ein solides Knochengewölbe hergestellt, das die Festigkeit des gesamten Kauapparates sichert. Die durch das Kiefergelenk bewegliche, untere Backzahnreihe schlägt gegen die oberen Partner wie gegen einen Amboß.

Der Glossopharynx tritt in funktionellen Verband mit der Kaukammer des Stomodäums. Die engen Beziehungen zwischen dem hinteren Rande der Rachenscheidewand oder Rachensegel und dem Kehldeckel (*ep*) gestatten den sicheren Abschluß der glossopharyngealen Lichtung vom hinteren Pharynxraum *p*, wohin die Kreuzung des Speise- und Luftweges verlegt ist. Die zum Kaugeschäfte notwendige Umbildung des unteren stomodäalen Stockwerkes, dessen Dach durch Verwachsung der Gaumenbrücken und mediane Aus-

dehnung der maxillaren und palatinalen Verknöcherungsherde große Festigkeit gewinnt, wird durch den engen Anschluß des Glossopharynx und die Dichtung seines hinteren Ausganges mittels weichen Gaumens und Kehldeckels *ep*, welche gleich einem Ventile wirken, funktionell verbessert und eine vollständige Isolierung des Luftweges zum Kehlmunde erreicht, so daß die Zerkleinerung der Nahrung unabhängig vom Rhythmus der Atembewegungen erfolgen und die gekaute Masse mittels kräftiger Kontraktionen des muskelreichen Glossopharynx rasch durch den Kehlrachen *p* in die Speiseröhre befördert werden kann. Mit der besonderen Aufgabe der Kaukammer harmoniert die enge Mundöffnung, deren Lippenwinkel weit vom hinteren Ende des Stomodäums entfernt stehen, die Umrandung des Mundes mit weichen Muskellippen und die Anlagerung der Backenmuskeln an die seitliche Mundwand. Gerade die muskulösen Elemente am Eingange der Mundhöhle und im Ventilrohre des Glossopharynx ermöglichen es, den Raum der Zahnkammer des Kopfes allseitig abzusperren und die ausgiebige Zerkleinerung der Nahrung hier durchzuführen.

Bei der stilistischen Würdigung des im Kopfe liegenden Darmabschnittes darf man die Eigenschaften der Nasenschläuche nicht übergehen; denn sie stehen im engen Konnexe zum Stomodäum, sowohl durch die direkte Mündung der Choanen als durch andre topographische Beziehungen. Da ich die allgemeinen Stilcharaktere vor längerer Zeit durch A. Beecker und W. Blendinger habe umreißen lassen, hebe ich hier bloß die systematisch wichtigsten Merkmale hervor. Sie sind in der sagittalen Streckung der Muschelregion *M* und der ausgiebigen Entfaltung des Cribrums *Cr* gegeben (Fig. 7). Die Muschelregion dehnt sich oral vor dem Mittelraume aus. Das Cribrum wächst dicht über dem Canalis choanostomalis aboral, seine hinterste Tasche, Metacribrum, dringt fast bis zur Hypophyse in den Verknöcherungsherd des Basisphenoid vor, weshalb sie auch Keilbeinhöhle genannt wird. Außerdem entsendet das Cribrum einen großen Nebensack, den Sinus maxillaris, an die Seitenwand der Kaukammer, der vom Ossificationskerne des Maxillare ganz umfaßt wird. Die reichliche Bildung der cribralen Seitentaschen harmoniert mit der transversalen Verbreiterung der Kaukammer in der Molargegend und den vorspringenden Wangen des Gesichtes.

Bei den Sauropsiden vermisse ich durchweg die homologen Charaktere, dort gewinnen die Nasenschläuche niemals eine so wichtige Bedeutung für die Plastik des Stomodäums und des Antlitzes selbst.

Alle eben zusammengefaßten Eigenschaften hängen untrennbar zusammen. Sie sollen in Erinnerung gerufen werden, wenn man nach dem Grundsatze: Pars pro toto ein Merkmal herausgreift und vom harten und weichen Gaumen der Säuger spricht.

II. Sauropsida.

In der Mundhöhle ist nicht nur die periphere Randnische *rn* und der Mittelraum *mr* angelegt, sondern am Dache des Mittelraumes wieder ein peripherer niedriger Teil (Anstieg, *As*) und ein medianer höherer Abschnitt, die Orbitalrinne *om* unterschieden. Die schmale Randnische enthält kleine Zähne; denn die Speise wird auch bei jenen Arten, welche Zähne besitzen, nicht in der Mundhöhle gekaut. Im Verhältnisse zur Randnische ist der Mittelraum relativ groß und weit geöffnet, höchstens die Orbitalrinne wird durch stärkere Einbiegung der Seitenwand mehr abgesetzt.

1. Sauria (Fig. 8—17).

Die Randnische ist außerordentlich schmal; ihre der langen Maulspalte entsprechend langen Seitenflügel bergen dünne konische Zähne, welche die Beute bloß festhalten, nicht kauen können. Das Dach der Randnische ist bisher von uns unter dem Namen »Kieferspange« beschrieben worden. Die Grenzleiste *gl* bildet eine deutliche Marke zwischen Randnische und Mittelraum. Bei jungen Embryonen sind beide Abschnitte minder deutlich abgehoben. Da die Seitenflügel der Randnische wenig dorsal gekrümmt sind, ist die Grenzleiste anfangs nur als unbedeutende Biegung skizziert. Erst allmählich tritt sie schärfer heraus, um eine während des ganzen Lebens dauernde Marke zu werden im Gegensatze zu ihrer ephemeren Existenz bei Säugern.

Der Mittelraum *mr* ist ein über die Randnische dorsal emporddringender Teil der Mundhöhle von ansehnlicher Breite. Während er bei den Säugern (Fig. 3) einer schmalen vierkantigen, dem Munddache eingegrabenen Rinne gleicht, fügt sich bei den Sauriern seine Wand wie ein niedrig gespanntes Zelt zwischen die Kieferspange ein. Die besondere Krümmung derselben berechtigt uns, zwei Etagen des Mittelraumes zu unterscheiden: die engere dorsal gewölbte Orbitalmulde *om* und unter ihr einen niedrigen, breiten, über der Zunge bzw. dem Mundboden stehenden Abschnitt *As*, dessen Wand ich früher als »Anstieg«, soweit das Vomerpolster reicht, und als orbi-

tale Randkehle unterscheiden ließ. Jetzt freilich sehe ich ein, daß es richtiger ist, beide Strecken nicht durch den Namen zu trennen. Daher werde ich sie künftig in der Bezeichnung Anstieg zusammenfassen. Derselbe biegt von der Grenzleiste etwas dorsal, um eine

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

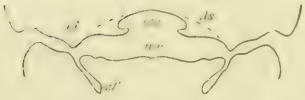


Fig. 11.

Querschnitte durch die Mundhöhle von *Chalcides ocellatus*. Vergr. 8/1.
As Anstieg, *ch* Choane, *gl* Grenzleiste, *mr* Mittelraum, *om* Orbitalraum, *rn* Randnische, *vm* Vomermulde, *vp* Vomerpolster, *zf* Zungenfurche, *zw* Zungenwulst.
Abstand der Schnitte: Fig. 8—9 = 0,56 mm, Fig. 9—10 = 0,52 mm, Fig. 10—11 = 0,64 mm.

mehr oder weniger breite Strecke medianwärts horizontal zu verlaufen (Fig. 8—15). Darüber wird das Munddach stärker dorsal gekrümmt und umfaßt den engen Raum der Orbitalmulde *om*. Infolge der verschiedenen Krümmung der Mundwand sind die beiden

Fig. 12.

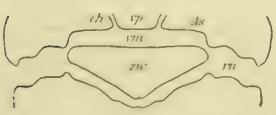


Fig. 13.

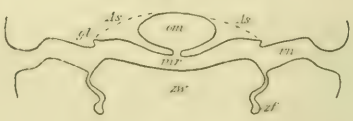


Fig. 14.

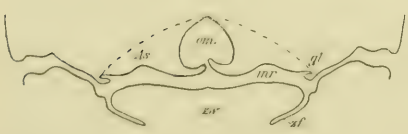


Fig. 15.

Querschnitte durch die Mundhöhle von *Mabuia multifasciata*. Vergr. 8/1.
As Anstieg, *ch* Choane, *gl* Grenzleiste, *mr* Mittelraum, *om* Orbitalraum, *rn* Randnische, *vm* Vomermulde, *vp* Vomerpolster, *zf* Zungenfurche, *zw* Zungenwulst.
Abstand der Schnitte: Fig. 12—13 = 1,2 mm, Fig. 13—14 = 1 mm, Fig. 15 = 1,36 mm.

Etagen, nämlich Anstiegraum und Orbitalmulde, deutlich gegeneinander abgesetzt. Auf Querschnitten (Fig. 10, 13, 14) sieht die Grenze wie eine Falte aus, welche als Palatopterygoidkante bekannt und um so größer ist, je enger der Eingang in die Orbitalmulde ist.

Meine Beschreibung des Mittelraumes bezog sich auf den unter-

halb der Augen liegenden Abschnitt (Fig. 10, 11, 13—15), wo das Querschnittsprofil ziemlich gleichmäßig bleibt. In der Nasengegend (Fig. 8, 12) aber ändert sich das Wandrelief, weil die scharfe Scheidung der zwei Stockwerke aufgehoben wird und das Dach des Mittelraumes in ein tieferes Niveau, d. h. näher an den Anstieg herabsinkt. Man kann die morphologischen Beziehungen begreifen, wenn man für den Mittelraum einen generellen Formbegriff bildet und durch Ziehen der punktierten Hilfslinien (Fig. 10, 13, 14) sich anschaulich macht, daß die Wand des Mittelraumes als ein auf der Grenzleiste der Kieferspange ruhendes Muldengewölbe betrachtet werden kann, dessen rechte und linke Wand medianwärts eingebuchtet sind, so daß die Enge zwischen den Palatopterygoidkanten

Fig. 16.

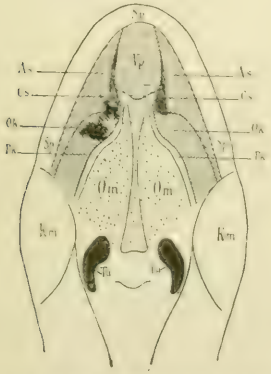
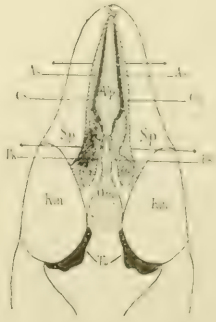


Fig. 17.



Horizontalprojektion des Deckenreliefs der Mundrachenhohle von *Platydactylus guttatus* (Fig. 16) und von *Tejus spec.* (Fig. 17). *As* und *Ok* Anstieg, *Cs* Choane, *Km* Kaumuskelwulst, *Om* Orbitalmulde, *Pk* Grenzkante zwischen Orbitalmulde und Anstieg, *Sp* Dach der Randnische, *Tu* Tubeneingang, *Vp* Vomerpolster.

die zwei Stockwerke der Orbitalmulde und des Anstiegraumes trennt. In der Nasengegend (Fig. 8, 12) erfolgt diese mit einer allgemeinen Erhöhung des Mittelraumes zusammenhängende Umbildung nicht. Deshalb tritt der hier befindliche Abschnitt des Mittelraumes in der einfacheren Gestalt der Vomermulde *vm* auf, welche von einer breiten Stirnwand, dem Vomerpolster *vp*, das in der Fortsetzung des Daches der Orbitalmulde zieht, und ganz niedrigen Seitenwänden, dem Anstiege (in dem engen von O. Hofmann zuerst gebrauchten Sinne) umfaßt wird. Vom Mundboden aus gesehen, erscheint die Vomermulde z. B. von *Platydactylus* (Fig. 16) wie eine schaufelförmige Verbreiterung der Orbitalmulde, in andern Fällen, z. B. bei *Tejus* (Fig. 17) schmal und lang gezogen.

Die Choanen *ch* der Nasenschläuche schauen in die Vomermulde

des Mittelraumes und fallen wegen dieser Lage und ihrer lang gestreckten Form bei Besichtigung des Munddaches sofort auf. Sie nehmen eine morphologisch wichtige Lage ein, weil sie gerade an der Grenze zwischen dem Anstiege und dem Vomerpolster eingesprengt sind. In der Orbitalgegend trifft man an der topographisch entsprechenden Stelle die Einengung des Mittelraumes durch die Palatopterygoidkanten. Das hintere, meist rundlich erweiterte Ende beider Choanenspalten schaut in den vorderen Teil der Orbitalmulde.

Da keine Kauarbeit in der Mundhöhle erfolgt, bleibt das Zahngehege schwach. Die mediane Verbindung der Prämaxillae genügt zur Festigung der Mundknochen. Die Maxillae gewinnen ebensowenig als die Palatina und Pterygoidea eine mediane Berührungskante. Aber die beiden Vomerstücke besitzen dank der freien Lage der Choanen einen großen Wert als integrierende Stützknochen des Munddaches.

Die kleine flache Zunge ist muskelarm und nicht so beweglich wie bei Säugern. Sie liegt lediglich dem Vomerpolster an und bleibt dem Orbitalgewölbe fern, welchem schon der Rachenboden mit dem Kehlkopfe gegenüberliegt, während bei Säugern der Kehlkopf weiter halswärts steht.

2. Ophidia (Fig. 18, 19).

Trotz der einseitigen Ausgestaltung der Mundhöhlengegend für die eigentümliche Art der in größeren Intervallen erfolgenden Nahrungsaufnahme und die Bewältigung mächtiger Bissen, welche in der Dehnbarkeit der Mundspalte und gesamten Mundhöhle, sowie in der Verschiebbarkeit der anliegenden Knochen begründet ist, läßt sich die nahe Formverwandtschaft der Schlangen mit den Sauriern

Fig. 18. Fig. 19.

Querschnitte durch die Mundhöhle von *Tropidonotus natrix*. Vergr. 8/1.
cl Äußere, *il* innere Zahnleiste, *mr* Mittelraum, *rn* Randnische, *zw* Zungenwulst.

nicht verkennen, wenn man junge Embryonen untersucht, bei denen Mittelraum und Randnische deutlich angelegt sind. Die spätere Formentwicklung gipfelt hauptsächlich in der bedeutenden Verlängerung der lateralen Randnischenflügel, welche an der sagittalen Ausdehnung der Maxilla bei allen nicht giftigen Schlangen abzulesen ist, und der

in noch höherem Grade als bei den Sauriern erfolgenden Abflachung des Mittelraumes. Nur der orale Vorderteil (Fig. 18) desselben dicht hinter den Choanen beharrt in einer stärkeren Dorsalwölbung, die übrigen Teile des Mittelraumes (Fig. 19) flachen ab. Sogar die parachoanale Stirnwand wird aus ihrer anfänglich schrägen Neigung fast flach gestellt, ein Formenzug, der auch bei manchen Sauriern zu beobachten ist.

Die Choanen sind nicht lang gestreckt, sondern rund und schauen ausschließlich in das kleine Orbitalgewölbe. In früher Embryonalzeit besitzen sie eine leistenförmige Verlängerung, an welcher das Jacobsonsche Organ hängt. Da aber die Leisten später schwinden, ist das flache Vomerfeld nicht durch Choanenspalten von dem Anstiege getrennt und die Jacobsonschen Organe zeigen getrennte Öffnungen auf dem Vomerfelde.

Die Abflachung des Mittelraumes ist ein Korrelat der bei Schlangen auftretenden inneren Zahnreihen *il*, welche entlang den Verknöcherungsherden: Palatina und Pterygoidea angelegt werden. Innere und äußere Zahnreihen sind in Deckfalten verborgen. Grenzkanten fehlen. Als Homologon betrachte ich die innere Deckfalte des äußeren Gebißwulstes; das flache Tal zwischen dem äußeren und inneren Gebißwulste vergleiche ich dem Anstiege.

Der Mundboden ist noch kürzer als bei Sauriern. Die lange Zunge wird in einer ventralen Nebentasche gleich einem Präputium geborgen, so daß der Kehlkopf und die vordere Rachengrenze sehr dicht hinter der unteren Starrlippe bzw. Zahnreihe liegen.

3. Chelonia (Fig. 20, 21).

Ohne Schwierigkeit lassen sich in der kurzen Mundhöhle die von hornigen Starrlippen begrenzte Rand- oder Schnabelnische und der flach gewölbte kleine Mittelraum unterscheiden. Die Niveauunter-

Fig. 20.

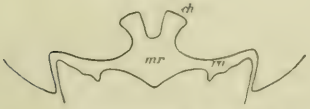


Fig. 21.

Querschnitte durch die Mundhöhle von *Chrysemys marginata*. Vergr. 8/1.
ch Choane, *gl* Grenzleiste, *mr* Mittelraum, *rn* Randnische, *zf* Zungenfurche, *zw* Zungenwulst.

schiede sind freilich sehr gering. Die rückwärts gerichteten Choanengänge *ch* der Nasenschläuche münden in das Vorderende des kurzen Mittelraumes, welcher keine weitere Gliederung durch Anstieg und Palatopterygoidkanten zeigt. Von dem Λ-förmigen Grenzrande der

Schnabelnische steigt die Mittelwand dorsal empor, um ein einfaches Muldengewölbe zu bilden. Ein kurzer, an die Choanen anstoßender Teil des Mittelraumes (Fig. 20) wird durch eine mediale Kante in zwei symmetrische Räume geteilt. Die Zunge, der weiche Mittelwulst des Bodens, ist durch die seitlichen Zungenfurchen *zf* deutlich abgegrenzt (Fig. 21). Die hier herrschenden Zustände können mit den Befunden bei Sauriern nicht direkt verglichen werden. Erst wenn man die in Fig. 10 eingezeichnete Hilfslinie betrachtet, versteht man die stilistische Verwandtschaft (Fig. 21).

4. Aves (Fig. 22—27).

Auch bei den Vögeln ist das Stomodäum in Randnische und Mittelraum gegliedert. Die Randnische wird als Schnabelnische ausgebildet mit weiter Maulspalte, stark verhornten Lippen (Schnabelscheiden) und flacher dorsaler bzw. ventraler Wand.

Die Grenzleisten *gl* scheiden (Fig. 22) bei vielen Arten die

Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24.

Querschnitte durch die Mundrachenhöhle von *Fringilla canaria*. Vergr. 8/1.
As Anstieg, *gl* Grenzleiste, *mr* Mittelraum, *og* Orbitalenge, *om* Orbitalmulde, *pf* Pharynxfalte, *t* Tube, *tp* Tubopharynx, *tr* Trachea, *up* unterer Pharynxraum, *zw* Zungenwulst.

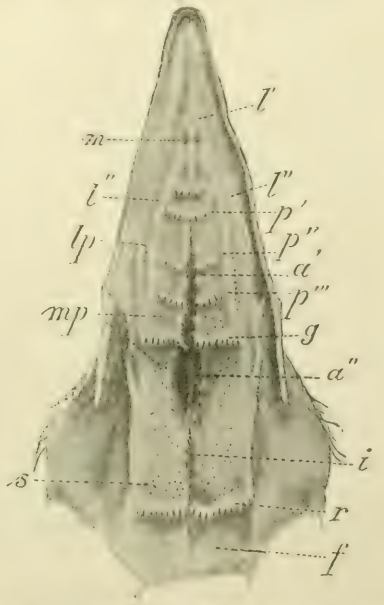
Schnabelnische von dem Mittelraum, welcher wieder in zwei Stockwerke: den Anstiegraum und die Orbitalmulde zerfällt, aber mit dem Unterschiede, daß die Orbitalmulde schmal und der Anstieg breiter ist, während die Dimensionen beider Zonen bei *Platydactylus* (Fig. 16) sich gerade umgekehrt verhalten. Deshalb ist hier eine deutlichere Trennung des ventralen und dorsalen Stockwerks zu konstatieren. Der Anstiegraum ist flach und entsprechend der schmalen Zunge wenig breiter als die Orbitalmulde.

Da der Anstieg nahe gegen die Medianebene reicht, läßt er eine schmale Kommunikationsenge *og*, welche bisher Choanenspalt hieß, als Eingang in die obere rinnenartige Orbitalmulde frei. Im Gegensatz zu den Sauriern erstreckt sich die Verengung nicht bloß über die Orbitalregion *s. str.*, sondern auch über die Choanengegend (Fig. 25), welche bei den Sauriern unverdeckt bleibt. Das Vomerpolster wird nicht breit entfaltet; die niedrigen Choanen liegen dicht nebeneinander, hingegen der Anstieg gewinnt ansehnliche Breite, so daß die Choanen ausschließlich in die Orbitalmulde schauen. Wäre

nicht die Orbitalenge so ausnehmend schmal, so würde das Vomerpolster frei am Munddache liegen, genau so wie bei Sauriern. Bei kleinen Vögeln sind die Choanen eng und rund und erinnern an den Zustand von Schildkröten und Schlangen.

Der Pharynx wird in zwei höchst ungleiche Stockwerke gegliedert (Fig. 24) durch Einbiegung der lateralen Wand. Die so entstehenden Pharynxfalten sind jedoch dorso-ventral schräg geneigt und breit, so daß sie wie Stücke der Wand des unteren weiten Pharynxraumes aussehen, in welchem die Kehlritze liegt. Durch die stärkere mediane Zusammenschiebung ihrer dorsalen Grenzen heben die Pharynxfalten *pf* einen außerordentlich kleinen Teil *tp* des Pharynxlumens samt den beiden Tubenöffnungen, den Tubopharynx (= Antrum tubarum) wie eine schmale Nebentasche ab. In der späteren Embryonalzeit wächst der untere Kehlrachen *up* zu einem geräumigen und erweiterungsfähigen Abschnitt aus und die Pharynxfalten gewinnen an transversaler Ausdehnung; daher erkennt man bei der üblichen Betrachtung des gespaltenen Stomopharynx (Fig. 25) die Zerlegung der Rachenhöhle in zwei Stockwerke nicht so leicht und sieht bloß zwischen den auffälligen Pharynxfalten *s* den minimalen Eingangsspalt *i* in den Tubopharynx. Hauptsächlich aus diesem Grunde ist die stilistisch so wichtige Abgliederung des Tubopharynx bisher unverstanden geblieben. Der morphogenetische Kontrast zu den Sauriern liegt also in dem Umstande, daß die Tubengegend des Pharynx dort weit und kaum geteilt, das Vomerpolster breit gehalten ist und lediglich die Orbitalmulde eine enge Gratrinne erhält, während bei den Vögeln die ganze dorsale Zone des Stomopharynx verschmälert und durch starke Einengung von dem weiten ventralen Stockwerke faktisch

Fig. 25.



Mundrachendach von *Gallus domesticus* nach K. Heiderich. *a'* enger, *a''* weiter Teil der Orbitalenge, *f* Ösophagus, *g* hintere Papillenreihe, *i* Eingang des Tubopharynx, *l''* Grenzleiste, *lp* laterale, *mp* mediane Papillen des Anstiegfeldes, *p'*, *p''*, *p'''* Papillenreihen des Anstiegfeldes, *r* Hinterrand und *s* Oberfläche der Pharynxfalten.

abgetrennt wird. Die Grenze der Stomodäums suche ich gerade an dem oralen Rande (Fig. 26) der engen Tubopharynxtasche *tp*. Dort liegt bei jungen Embryonen die Hypophysenwurzel, doch sind eingehende Untersuchungen zur definitiven Entscheidung der Frage notwendig.

Fig. 26.

Längsschnitt durch den Stomopharynx von *Fringilla canaria*. Vergr. 4/1.
ch Choane, *h* Hypophyse, *k* Kanten der Orbitalenge, *l* Larynx, *N* Nasenhöhle, *oe* Ösophagus, *tp* Tubopharynx, *z* Zunge.

Teilweise besteht im Stomopharynx strenge Formspiegelung zwischen Boden und Dach. Die aus dem dehnbaren Boden vorragende Zunge schmiegt sich, wie Göppert zeigte, dem von der Grenzleiste umrahmten Anstiegfelde an. Je inniger bei einzelnen Arten (z. B. Raubvögeln) die Zunge anliegt, um so klarer ist ihr Widerschein dem Munddache eingeschrieben und die Grenzleisten konvergieren oral unter einem spitzen Bogen. Die zwei hinteren Zungenspitzen spiegeln sich bei vielen Arten in einer gleichsinnig verlaufenden Reihe von Hornpapillen des Munddaches (Fig. 25*g*). So weit ist die Orbitalenge schmal (Fig. 25*a*), rückwärts divergieren die symmetrischen Kanten, weil sie nicht mehr so weit median vordringen. Diesem weiteren Abschnitte der Orbitalenge (Fig. 25*a''*) liegt die Kehlritze gegenüber. Der häufig durch Papillen ausgezeichnete caudale Rand des Kehlkopfhügels schmiegt sich den Pharynxfalten an und sperrt dadurch den Rachen gegen die Speiseröhre ab.

5. Crocodila (Fig. 27).

Die Krokodile weichen durch die Verlängerung und Abplattung des vorderen Kopfbezirkes (Schnauze), das große zahnbewehrte Maul mit langer Spalte, die kleinen Augen, die versteckte Lage des Trommelfelles, die enge Tube und viele andre Charaktere des inneren Baues sehr stark von den übrigen Reptilien ab. Die unerwartet weit zurückgeschobene Lage der sog. Choanen an den Pterygoidea, die mediane Naht zwischen den Maxillae, Palatina, Pterygoidea und das von H. Rathke zuerst signalisierte Gaumensegel verstärken den Eindruck des großen anatomischen Kontrastes. Daher ist es begreiflich, warum man bisher die Mundrachenhöhle der Krokodile weniger auf Sauropsiden als auf Säuger vergleichend bezogen hat. Nach meiner Überzeugung aber muß die alte Nomenklatur, welche die Termini der Säugeranatomie unbedenklich auf Krokodile übertrug, und die

dadurch in weiten Kreisen erweckte Ansicht, daß die Krokodile einen wirklichen harten, sogar einen weichen Gaumen samt einem, wie Fuchs meinte, den Säugern im gewissen Sinne gleichwertigen, jedoch in der Entwicklung nicht homologen Ductus nasopharyngeus besitzen, einer neuen und strengen Prüfung unterzogen werden. Ich spreche meine persönliche Auffassung hier mit sehr großer Reserve aus, weil ich noch nicht das Glück hatte, Krokodilembryonen genauer untersuchen zu lassen, und meine Gedanken lediglich durch Betrachtung des fertigen Zustandes gewann. Immerhin halte ich letzteren für so durchsichtig, daß der Vergleich mit andern Stilabarten unter den Sauropsiden durchzuführen ist.

Ich verwerfe die allgemeine Ansicht, daß bei Krokodilen ein harter und weicher Gaumen und Ductus nasopharyngeus vorhanden sei, hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Hypophyse, welche ich als sichere Grenzmarke zwischen Mundhöhle und Vorderdarm betrachte, hinter den sog. von den Pterygoidea gestützten Choanen *x* (Fig. 27) liegt, so daß der ganze sog. Ductus nasopharyngeus in der Mundhöhle endet. Daher kann das sog. Gaumensegel Rathkes, jene bogenförmige Hautfalte *gs*, welche vor den sog. Choanen an der Unterfläche der Pterygoidea angeheftet ist und mit der hinter der Zunge aufragenden Querfalte *f* den Verschluß des Einganges in die hintere, den Kehlkopf bergende Höhle *H* herstellt, kein Gaumensegel sein; denn es liegt in der eigentlichen Mundhöhle. Ferner ist der etwa birnförmige Raum *H*, in welchen der Kehlkopf *l* hineinschaut, nicht Rachen schlechthin, sondern aus ectodermalen wie entodermalen Bezirken zusammengesetzt.

Die meisten Vergleichspunkte sehe ich bei den Vögeln gegeben, deren Ähnlichkeit im Baue des Magens, Herzens, der Lungen, der Urogenitalorgane usw. anklingt und längst bekannt ist. Freilich ist die Formverwandtschaft nicht an den frei zutage liegenden Teilen, sondern an den versteckten Teilen des Stomopharynx wahrzunehmen und aus diesem Grunde so lange übersehen worden. Das wichtigste Merkmal ist die dicht hinter den sog. Choanen liegende unpaare Öffnung *i*, welche durch eine halbmondförmig vorspringende Schleimhautklappe geschützt wird. R. Owen hatte sie für die Rachenöffnung der Tuben gehalten. Hasse beschrieb später, daß sie in eine bei alten Krokodilen außerordentlich tiefe Grube führt, welche eine gegen das Basioccipitale gerichtete Abteilung (Sinus tubarum) mit den beiderseitigen Tuben und einen medianen nach vorn im Basisphenoid verborgenen Fortsatz besitzt. Er deutete den letztgenannten

Fortsatz als Ausstülpung der Rachenschleimhaut gegen die Sella turcica und die Hypophysis cerebri.

Wer nun genügend viele Längsschnitte durch Vogelköpfe (Fig. 26 untersucht hat, weiß, daß bei den Vögeln eine durchaus homologe Seitentasche, der Tubopharynx, vorkommt und daß an der oralen Spitze derselben die Wurzelstelle der Hypophyse liegt. In der Tiefe der dorsalen Grube bei den Krokodilen zieht die Grenze des Stomodäums. Denn auf dem Längsschnitte (Fig. 27) durch den freilich nicht besonders gut konservierten Kopf eines Krokodilembryos habe ich an dem vorderen medianen Ausläufer der Grube *tp* die Hypophysenschläuche *h* deutlich hängen sehen, so daß kein Zweifel bestehen kann, daß hier ectodermales Epithel eingebuchtet wurde. Obwohl ich meine Deutung einstweilen provisorisch halte, benutze ich sie zur Interpretation der andern Verhältnisse. Wenn wirklich die Grenze des Stomodäums in der Hypophysentubengrube liegt, führt der Vergleich mit dem Zustand der Vögel zu der weiteren Konsequenz, daß die sog. Choanen *x* der Krokodile als Homologon der Orbitalenge *og* (Fig. 22, 23), d. h. des Eingangsspaltes der Orbitalmulde zu deuten sind, und der Unterschied gegen die Vögel läge nur darin, daß die Orbitalenge der Krokodile sagittal kurz ist, während sie bei Vögeln verhältnismäßig lang wird. Das sog. Gaumensegel *gs* der Krokodile liegt demnach im Stomodäum; es ist eine besondere Einrichtung ohne Homologie bei andern Reptilien, geschweige bei Säugern, und so specifisch für die Krokodile, wie etwa die Flughaut und ihre Spannung mittels des fünften Fingers für die Pterosauria. Es drückt die Vorkehr für die Bedürfnisse des im Wasser nach Beute haschenden Tieres aus, wie die Dehnbarkeit des Stomopharynx und die Beweglichkeit aller angrenzenden Teile die besondere Nahrungsaufnahme der Schlangen spiegelt.

Fig. 27.

Längsschnitt durch den Stomopharynx von *Crocodilus* Embryo. Vergr. 2/1.
f untere, *gs* obere Dichtungsfalte, *H* hinterer Stomopharynxraum, *h* Hypophyse, *i* Eingang des Tubopharynx, *l* Larynx, *N* Nasenhöhle, *oe* Ösophagus, *tp* Tubopharynx, *x* sog. Choane, *z* Zunge.

Das sog. Gaumensegel *gs* grenzt den vorderen größeren Teil des Stomodäums deutlich von dem kürzeren hinteren Teile samt Orbitalenge und Hypophyse ab. Am Munddache sind keine Besonderheiten

wahrzunehmen, durch welche sich Zahnnische und Anstieg unterscheiden ließen. Die flache Zunge *x* liegt am Boden, und zwar vor der Falte *gs* des sog. Gaumensegels, welcher eine entsprechende Bogenfalte *f* des hinteren Zungenendes gegenübersteht. So selbständig diese Tatsachen erscheinen mögen, ich glaube doch vergleichbare Differenzierungen bei den Vögeln namhaft machen zu können. Denn bei vielen Arten derselben (anscheinend sind es die guten Flieger) ist das Anstiegfeld des Stomodäums durch Hornpapillen ausgezeichnet. Diese hören ungefähr dort, wo die Orbitalenge weiter wird, mit einem scharfen Rande auf (Fig. 25*g*). Am Mundboden ist das entsprechende Korrelat in dem scharf abgesetzten, hinteren Zungenende, bzw. den häufig dort vorkommenden Papillen gegeben. Man kann sich an frischen Objekten leicht überzeugen, daß die beiden Papillengruppen im Ruhestande dicht aufeinander schließen und den Teil des Stomopharynx, durch welchen der respiratorische Luftstrom zwischen Choanen bzw. Orbitalmulde und Kehlritze streicht, schnabelwärts absperren. Daher nenne ich die bisher so wenig beachteten Differenzierungen »Dichtungsplatten der dorsalen und ventralen Mundwand«.

Wie mir scheint, können sie nach Lage und Funktion mit den beiden Dichtungsfalten der Krokodile verglichen werden, welche den oralen Teil des Stomopharynx gegen den laryngealen Raum abschließen; denn das gemeinsame Moment besteht in der Möglichkeit, zwei hintereinander liegende Teile des Stomopharynx ohne Rücksicht auf ihre embryonale Genese, die Schnabelzungenkammer und den Kehlritzenraum, am lebenden Tiere so sicher zu scheiden, daß die Krokodile ohne Benetzungsgefahr für die Kehlritze ihr Maul auch unter Wasser öffnen können, und daß der Luftweg des fliegenden Vogels gegen den Schnabelzungenraum gedichtet ist. Hinter der dorsalen Dichtungsfalte liegen bei den Krokodilen die sog. Choanen *x* dicht zusammengedrängt. Ich beurteile die ovalen Öffnungen aber nicht als Endpforten des paarigen Ductus nasopharyngeus, sondern als Orbitalenge, d. h. als Eingang in die Orbitalmulde, weil mir die Ähnlichkeit mit den Vögeln unverkennbar scheint. Die Orbitalenge der Vögel ist freilich lang gezogen, spitzwinkelig und von dicht genäherten Kanten umsäumt, so daß man die Orbitallichtung in den meisten Fällen nicht direkt überblickt. Bei den Krokodilen ist die Orbitalenge dagegen sehr kurz und von einem rundlichen Randsaum umschlossen, jedoch liegt sie der im Tubopharynx versteckten Hypophyse ebenso nahe, wie bei den Vögeln.

Daher habe ich die neue Deutung der sog. Choane vorläufig ausgesprochen, um später ausführlich darauf zurückzukommen.

Die eben skizzierten Tatsachen führen mich zu dem Schlusse, daß der Ausdruck »fortschreitende Reihe der Gaumenbildung« das wirkliche Verhältnis des Baues der Mundrachenhöhle für die systematischen Gruppen der Amnioten nicht richtig charakterisiert. Die anatomischen Unterschiede sind so groß und hängen innig mit biologischen und physiologischen Kontrasten zusammen, daß die Gruppentypen sich bei gründlicher Erwägung aller Einzelheiten als funktionelle Gegensätze herausstellen, welche nicht stufenweise aufeinander bezogen werden können, sondern als Einrichtungen anzuerkennen sind, um auf recht verschiedene Weise Nahrung zu ergreifen und in den Magen zu befördern.

Nach der Darlegung meiner Ansicht über den morphologischen Stiltypus des Stomopharynx und seiner biologisch notwendigen Varianten bei den Amnioten will ich ausdrücklich betonen, daß mir einzelne Thesen einer gründlichen Durcharbeitung bedürftig scheinen. Schon habe ich mehrere Schüler aufgefordert, die Sonderfragen genauer zu verfolgen, und Anstalten getroffen, vollständigeres Material von Embryonen zu erlangen. Immerhin glaube ich gezeigt zu haben, daß die herkömmliche Sitte, Vorsprünge der Mundschlundwand als Falten zu registrieren, durch eine bessere morphologische Anschauung ersetzt werden kann, welche auf die Gesamtform der Stomopharynxhöhle, bzw. ihrer Wand und Umgebung Rücksicht nimmt und die allgemeinen Begriffe auf eine fundamentale Embryonalphase und deren fortschreitende Veränderung gründet, anstatt wie bisher den fertigen Zustand und vornehmlich sein Knochengerüst allein ins Auge zu fassen. Die knöchernen Teile soll man zwar nicht vernachlässigen, jedoch nach meiner festen Überzeugung wird die Gemeinsamkeit der Stilcharaktere richtiger an den Weichteilen abgelesen, weil die Verknöcherungsherde mehr oder weniger weit von der Wand des Stomopharynx entfernt sind und nicht bloß zu dieser, sondern zu vielen andern Teilen der Kopfmasse, besonders zu den Muskeln enge Beziehungen haben, welche ihre Gestalt wesentlich beeinflussen. Es wird noch emsige Arbeit erheischen, um die verwickelten Abhängigkeitsverhältnisse klarzustellen.

Erlangen, 30. März 1910.

Literaturverzeichnis.

1. Busch, K., Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XI. 1898.
2. Fleischmann, A., Die Kopfregion der Amnioten. Morph. Jahrbuch:
   1903. Bd. XXXI. S. 560—619. (A. Beecker.)
   1904. Bd. XXXII. S. 451—504. (W. Blendinger.)
   1905. Bd. XXXIII. S. 1—38. (O. Hofmann.)
   1907. Bd. XXXVII. S. 488—527. (W. Sippel.)
   1909. Bd. XXXIX. S. 31—82. (G. Aulmann.)
   1910. Bd. XLI. S. 471—518. (W. Thäter)
   1910. Bd. XLI. S. 617—677. (E. Pohlmann.)
3. Fuchs, H., Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. Bd. X u. XI. 1907—1908.
4. Göppert, E., Die Bedeutung der Zunge für den sekundären Gaumen und den Ductus nasopharyngeus. Morphol. Jahrb. Bd. XXXI. 1903.
5. Hasse, C., Das Gehörorgan der Krokodile in Anatom. Studien. I. Bd. 1871. S. 692.
6. Reese, A. M., The nasal Passages of the Florida Alligator. Proc. Acad. Philadelphia. 1901. p. 457.

6a. —— The development of the American Alligator. Smithsonian Miscell. Collections. Vol. 51. 1908.

6b. —— Development of the brain of the American Alligator. The paraphysis and Hypophysis. Smithson. Miscell. Collect. Vol. 54. 1910.

Verbindungen des Platysma mit der tiefen Muskulatur des Halses beim Menschen.

Von

Georg Ruge.

Mit 9 Figuren im Text.

Die Verbindung des Platysma mit der tiefen Muskulatur des Halses ist an der Leiche eines 62 jährigen Mannes beobachtet worden. Sie ist durch ein beiderseitiges Auftreten besonders beachtenswert, da dieses gegen eine zufällige, etwa postembryonal entstandene Bildung spricht, vielmehr auf eine frühe Anlage hinweist.

Der linksseitige Befund unterscheidet sich vom rechtsseitigen durch die Art der Verbindung des Platysma mit der tieferen Muskulatur. Die Beziehungen beider zueinander gestalten sich dadurch mannigfaltiger und erhöhen die morphologische Bedeutung des Tatbestandes.

Ein Zusammenhang des Platysma besteht rechts mit dem hinteren Bauche des Biventer mandibulae, links mit der Muskulatur des Schlundkopfes. Der Verband ist beiderseits ein inniger und deutet ebenfalls auf eine frühe Anlage des Zustandes hin.

1. Rechtsseitiger Tatbestand und Beurteilung desselben (Fig. 1).

Etwa 5 cm unterhalb der oberen Nackenlinie des Schädels und von der dorsalen Mittellinie entfernt, entsteht auf dem Sterno-cleido-mastoideus ein Nackenbündel des Platysma. Es gelangt in einer Breite von 18 mm unter das Ohr, dann vor dasselbe zum Gesicht und strahlt in ihm, 5 cm vor dem Gehörgange, in der Nähe des Ursprungs des Jochbeinmuskels aus. Auf der Figur ist dasselbe nur in seiner Lage auf dem Sterno-cleido-mastoideus dargestellt worden.

Ein höher gelegenes Nackenbündel entspringt zweizipflig, 3,5 und 4,5 cm von der Protuberantia occipitalis externa entfernt, in der Mittellinie auf dem Trapezius. Es ist auf der Figur als Varietät bezeichnet. Aus beiden Zipfeln geht ein 2 mm breites, geschlossenes Muskelband hervor. Dasselbe zieht in querer Richtung vorwärts und geht auf dem Sterno-cleido-mastoideus in eine Sehne über, welche sich bald spaltet. Ein oberer Abschnitt breitet sich auf dem Sterno-cleido-mastoideus aus; ein unterer, schlanker, aber derber Sehnenstrang setzt sich auf dem Muskel, etwa 1 cm von dessen Vorderrand entfernt, wieder in ein muskulöses Band fort. Ein Übergang in den Gesichtsteil des Platysma erfolgt nicht.

Fig. 1.

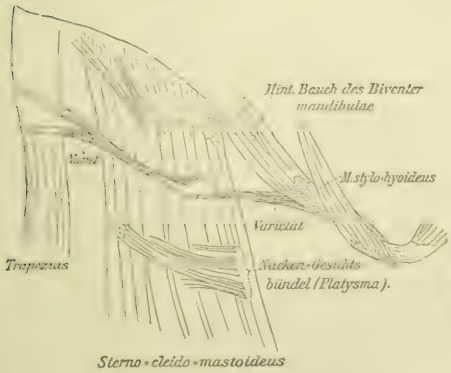
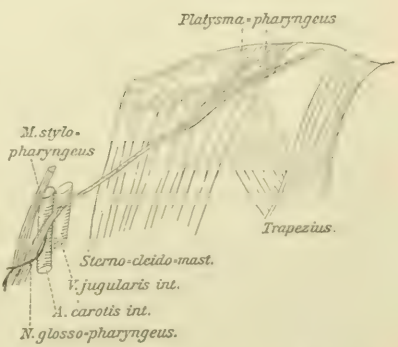


Fig. 2.



Abnormes Nackenbündel des Platysma, welches in die Tiefe dringt und dem hinteren Bauche des Biventer mandibulae auf Fig. 1, den Pharynxmuskeln auf Fig. 2 sich anlegt. 1/2.

Statt dessen dringt das Muskelband am Vorderrande des Sterno-cleido-mastoideus in die Tiefe und ist hier vom Warzenfortsatz des Schläfenbeines 2,2 cm entfernt. Es erreicht den hinteren Rand des Biventer mandibulae, etwa in der Mitte von dessen Länge. Der Anschluß an ihn wird durch eine derbe Fascie vermittelt. Während diese bis zur Zwischensehne des Biventer sich hüllenartig um ihn vorschiebt, gelangt das Muskelband zur Innenfläche des Biventer und strahlt unter Abplattung gegen den Zungenbeinkörper aus. Der Stylo-hyoideus bleibt ohne Beziehung zum abnormen Muskel. —

Das in die Tiefe gelangende Bündel ist ein Bindeglied zwischen Nackenportion des Platysma und hinterem Bauche des Biventer. Beide, vom Facialis versorgt, gehören zu einer gemeinsamen Nerven-Muskel-Gruppe und sind Glieder der Hyoidbogen-Muskulatur.

Platysma und Gesichtsmuskulatur sind vergleichend-anatomisch von der Muskulatur des Hyoidbogens abgeleitet worden. Die Tren-

nung von letzterer ist bei Säugetieren in der Regel vollzogen. Ist diese Tatsache wegen der funktionellen, hochgradigen Verschiedenheit zwischen einem subcutanen Gebilde und dem tiefen Skeletmuskel verständlich, so hat doch das Fehlen letzter Andeutungen eines anatomischen Verbandes zwischen ihnen den theoretisch geforderten Zusammenhang vermissen lassen. Dieser ist durch den vorliegenden, seltenen Befund noch erkennbar. Er bestätigt den vergleichend-anatomisch erbrachten Nachweis der Zusammengehörigkeit beider Muskellagen. Eine diesbezügliche Bestätigung wurde auch von der Entwicklungsgeschichte gefordert. Sie hatte dieselbe in ganz einwandfreier Weise lange Zeit nicht erbracht. Allerdings war es gelungen, die Anlage des Platysma beim Menschen in der Höhe des Hyoidbogens nachzuweisen. Das Platysma reicht nach Karl Rabl[1] (1887) bei Embryonen von 22 mm größter und 19 mm Nacken-Steiß-Länge aus dem Bereiche des früheren Hyoidbogens kaum über den Unterkieferrand empor, so daß eine Gesichtsmuskulatur noch nicht besteht. Das Platysma entwickelt sich hauptsächlich im Bereiche jenes Schlundbogens. Wir näherten uns nach diesen Angaben dem Ziele, zu welchem die Ontogenie führen sollte, erreichten es aber nicht.

Baum und Dobers haben bei ihren Untersuchungen über »die Entwicklung des äußeren Ohres bei Schwein und Schaf« 1905 festgestellt[2], daß ein gemeinsames Bildungsmaterial für den tiefen Musc. stapedius und die oberflächliche Facialis-Muskulatur im Hyoidbogen angelegt wird. Es lagert hinter der Ohrmuschelfalte und hängt in der Tiefe innig mit dem Bildungsgewebe des Reichertschen Knorpels zusammen. Aus ihm treten zuerst die Anlagen für die hinteren Ohrmuschelmuskeln hervor. Das ventrale Platysma mit allen seinen Derivaten sproßt erst später aus dem dorsalen Abschnitt des gemeinsamen Platysma-Gebietes hervor. Die dorsalen Derivate des gemeinsamen Platysma, wie es bei Fischen, Amphibien und Reptilien ausgebildet ist, zeigen nach Baum und Dobers eine frühere gewebliche Sonderung als das ventrale Platysma-Gebiet. Der ontogenetische Zusammenhang der oberflächlichen Schichten mit tiefen Muskeln war nur für den Stapedius angegeben. Die

[1] Über das Gebiet des Nervus facialis. Anatom. Anzeiger, 2. Jahrgang 1887, No. 8. S. 219—227.

[2] Prof. Dr. Baum und Dr. Dobers. Die Entwicklung des äußeren Ohres bei Schwein und Schaf. Anatomische Hefte, XXVIII. Bd., 2. u. 3. Heft 1905. S. 587—690.

Autoren bestätigten dadurch die von G. Killian (1890)[1] auf Grund von Untersuchungen an Amphibien und Reptilien ausgesprochene Vermutung, daß die oberflächliche Muskulatur der Ohrmuschel bei Säugetieren gleich wie die tiefe im 2. Schlundbogen angelegt würde.

Für die Entstehung der gesamten Facialis-Muskulatur im Hyoidbogen ist J. Kollmann (1898 eingetreten (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena).

R. Futamura[2] hat 1906 festgestellt, daß die gesamte Facialis-Muskulatur bei einem 27—30 tägigen menschlichen Embryo als ein schmales Bildungsmaterial, und zwar lateral vom skeletogenen Gewebe des Zungenbeinbogens angelegt ist. Die ganze Anlage beschränkt sich auf den 2. Schlundbogen. Bei einem etwas älteren, 31—34 tägigen Embryo zeigt das Muskelblastem unter Zunahme seiner Masse eine dorsale und ventrale Ausdehnung. Es hat den 2. Schlundbogen in aboraler Richtung überschritten, damit den Platz des primitiven Halses erreicht, fast bis zur oberen Schultergegend sich ausdehnend. Auf diese Weise ist das Platysma in die Erscheinung getreten. Ein 35—36 tägiger Embryo läßt die Ausbreitung des dicht gedrängten Muskelblastems über den Reichertschen Knorpel gegen die Gehörkapsel erkennen. Ein Ast des Facialis dringt in diese Bildungsmasse ein. Sie stellt die Anlage der tiefen Muskeln des 2. Schlundbogens dar (Stapedius, Stylo-hyoideus, Hinterer Bauch des Biventer). Ihr Zusammenhang mit der oberflächlichen Blastem-Masse ist noch erhalten, welche als dünnes Platysma in die Halsgegend hineinragt. Erst bei einem 6 wöchigen Embryo ist das Übergreifen des Muskelblastems auf den Kopf geschehen. Hinter dem äußeren Ohr wird ein occipitaler, vor ihm ein Gesichtsteil des Platysma unterscheidbar.

Auf Grund der vorliegenden Angaben läßt sich jeder abnorm erhaltene Verband zwischen oberflächlichen und tiefen Facialis-Muskeln verstehen.

Futamura dehnte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf Amphibien, Reptilien, Vögel und unter Säugetieren auf das Schwein aus[3]. Der Zusammenhang von oberflächlichen und tiefen Muskeln

---

[1] Killian, G. Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Ohrmuscheln. Anatom. Anzeiger V. Bd. 1890. S. 226—229.

[2] Über die Entwicklung der Facialismuskulatur des Menschen. Anatomische Hefte, XXX. Bd., Heft 91. 1906.

[3] Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Facialis-Muskulatur. Anatomische Hefte, XXXII. Bd., Heft 98. 1907

wurde bei der Eidechse in der Hinterhauptsgegend, beim Schweine hinter dem äußeren Ohr gefunden. —

Die Muskulatur des 2. Schlundbogens ist bereits bei Selachiern in eine oberflächliche und tiefe Schichte gesondert. Dies Verhalten kehrt bei Amphibien und Reptilien wieder. Der Zusammenhang zwischen beiden Schichten bleibt bei Fischen, Amphibien und Reptilien dorsal hinter dem Schädel, allerdings in sehr verschiedenem Grade erhalten. Er ist bei *Heptanchus*, *Menopoma*, *Cryptobranchus* und bei *Varanus* z. B. dadurch ausgeprägt, daß ein tiefer, zum Unterkiefer verlaufender, dorsaler Muskel auch noch oberflächliche, von der dorsalen Halsfascie entspringende Bündel bezieht, welche mit der oberflächlichen Schichte den ursprünglichen Verband unterhalten. Derartige Verhältnisse stimmen im Wesen mit dem vorliegenden Befunde überein. Er deutet weit zurück, und zwar bis auf eine Organisation der Vertebraten, bei welchen der einem hinteren Biventer-Kopf entsprechende Muskel durch einen Sterno-cleido-mastoideus noch nicht überlagert, noch nicht ganz in die Tiefe verlagert worden ist. Es sei zum Vergleiche mit dem Verhalten bei Fischen, Amphibien und Sauriern auf die Abbildungen 7, 43—50, 55 und 65 des Aufsatzes in der Festschrift für C. Gegenbaur verwiesen[1].

Der zum Hyoid gelangende Muskel der Facialis-Gruppe kann auch bei Säugetieren noch eine oberflächliche Ursprungsstätte hinter der Ohrmuschel besitzen. Ein solches Verhalten ist z. B. bei Hyäne und Seehund angetroffen worden. Es zeigt den Ursprung des beim Menschen im hinteren Bauch eines Biventer mandibulae erscheinenden Muskels in einer gleichen Lage mit dem Platysma und ist insofern ein Überbleibsel des Zusammenhanges zwischen oberflächlicher und tiefer Muskulatur des Hyoidbogens.

Der vorliegende anatomische Tatbestand der Fig. 1 kann im Zusammenhalt mit den ontogenetischen und vergleichend-anatomischen Verhältnissen, namentlich auch in Rücksicht auf das linksseitige Verhalten, kaum anders als aus einer frühen Anlage hergeleitet werden. Trifft das aber zu, so werden oberflächliche und tiefe Facialis-Muskulatur nach ihrer Sonderung aus einem einheitlichen Blastem wenigstens zuweilen noch beim Menschen im embryonalen Zusammenhang bestehen müssen. Geeignete, entwicklungs-

[1] Ruge, G. Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschrift zum 70. Geburtstage von Carl Gegenbaur, III. Bd. S. 195—348.

geschichtliche Stadien oder die günstigen, mit innewohnenden, atavistischen Varietäten-Anlagen behafteten Objekte werden einmal den geforderten ontogenetischen Zusammenhang einwandsfrei zutage fördern können. Negative Ergebnisse lassen unter Berücksichtigung des vorliegenden Falles höchstens noch die Deutung zu, daß der Zusammenhang häufig, vielleicht meistens, aber nicht immer aus der Ontogenie ausgeschaltet worden ist.

Hier liegt ein ähnliches Verhalten vor wie etwa für den Processus supracondyloideus humeri. Er legt sich beim Menschen in der Regel nicht mehr an, ist bei Embryonen meines Wissens noch nicht angetroffen worden, und dennoch muß er bei den ihn besitzenden Individuen wegen vieler zwingender Gründe bereits als ontogenetische Varietät in die Erscheinung getreten sein und als solche durch das ganze Leben hindurch sich erhalten haben. Deshalb wird er bei ausgedehnteren, entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gelegentlich auch gefunden werden müssen.

Es wird immer wahrscheinlicher, daß die Variabilität bereits die erste Anlage der Organe beherrscht, daß die vorausgesetzten Übergangsformen in vielen Fällen nur sporadisch in der Ontogenese wieder auftreten. Selbst die verschiedenartige und stammesgeschichtlich durch Emil Rosenbergs Forschungen wohl verstandene Gliederung der menschlichen Wirbelsäule findet bereits in ontogenetischen, retro- und prospektiven Variationen ihren Ausdruck. Dadurch wird die bedeutungsvolle Beurteilung, welche einer Wirbelsäule mit Vermehrung präsacraler Segmente durch E. Rosenberg gegeben worden ist, in nichts geschmälert, wenn auch eine Verminderung präsacraler Wirbel bereits in embryonaler Zeit sich einstellen kann.

Der ontogenetische Verband zwischen oberflächlicher und tiefer Muskulatur des Hyoidbogens wird immer an Stellen gesucht werden müssen, wo zuerst K. Rabl die Platysma-Anlage hat wahrnehmen können, wo diese auch durch spätere Untersuchungen gefunden worden ist, wo der anatomische Befund der Fig. 1 ihn aufs neue vermuten läßt.

Letzterer ist zur Bestimmung näherer verwandtschaftlicher Beziehungen des Menschen zu niederen Formen durchaus ungeeignet, da diese, und hier kommen zunächst Simier und Prosimier in Betracht, den primitiven Zustand nicht bewahrt zu haben scheinen. Der Befund weist vielmehr auf eine ältere Organisation im Vertebratenstamme zurück, in welcher die Sonderung der Hyoid-Musku-

latur in beide Schichten wohl durchgeführt ist, die völlige Trennung beider sich aber noch nicht vollzogen hat (Fische, Amphibien, Reptilien). Es handelt sich daher um die Wiederholung einer allgemeinen, den Vertebraten zukommenden, primitiven Einrichtung, welche der Keim vorübergehend zeigt (vgl. FUTAMURA) und ausnahmsweise bewahrt hat. Eine angeborene Halsfistel deutet in ähnlicher Weise weit auf eine gemeinsame Anlage im ganzen Vertebraten-Stamme zurück, ohne eine bestimmte, nähere Verwandtschaftlichkeit des Menschen mit niederen Formen zu belegen.

Der geforderte, nunmehr geleistete Nachweis eines Zusammenhanges von Platysma und tiefer Muskulatur des Facialis-Gebietes ist nur eine Bestätigung vergleichend anatomischer Erkenntnis.

Stellte die Entwicklungsgeschichte die Anlage des Platysma im Bereiche des Hyoidbogens, die craniale Ausbreitung ventral und dorsal vom äußeren Gehörgange sowie die hochgradigen Umbildungen der gesamten Gesichtsmuskulatur fest, so werden diese Vorgänge doch nur die in der Stammesgeschichte erworbenen und als vererbt wieder auftretenden Umwandlungen sein können. Die eigentlichen treibenden Ursachen für die Ausbildung einer mimischen Muskulatur können unmöglich in der Ontogenie gefunden werden; sie bringt im Individuum zu rascher Entfaltung, was in der Stammesgeschichte langsam sich durch Anpassungen an mannigfache äußere Bedingungen zu hoher Vollkommenheit entwickelt hat.

2. Linksseitiger Tatbestand und dessen Beurteilung (Fig. 2).

Ein Nackenbündel des Platysma entsteht zweizipflig in der Höhe der oberen Nackenlinie des Schädels. Ein Zipfel geht sehnig in der Nähe der Protuberantia occipitalis externa aus. Er verbindet sich mit einem zweiten Zipfel, welcher, 5 cm hinter dem Processus mastoides und 1,5 cm von der oberen Nackenlinie entfernt, auf der Endsehne des Sterno-cleido-mastoideus entspringt. Die Vereinigung beider Zipfel erfolgt auf der Grenze von Bauch und Sehne des letzteren. Als 7 mm breiter Muskelstreifen gelangt das abnorme Gebilde, nach dem Übergang in eine derbe drehrunde Sehne, gegen den Vorderrand des Sterno-cleido-mastoideus. Hier setzt sich die derbe Sehne in einer Länge von 1,6 cm in die Tiefe fort. Dann geht sie aufs neue in einen Muskelbauch über, welcher eine Breite von 2 mm erreicht. Dieser schlägt einen medial absteigenden Verlauf ein, lagert dabei vor der V. jugularis interna und der Carotis interna. Weiter medianwärts lehnt sich

das Muskelband dem Unterrande des Stylo-pharyngeus an. Der Nervus glosso-pharyngeus lagert anfangs hinter beiden Muskeln, schlingt sich darauf seitlich um den abnormen Muskel herum und dringt schließlich vor dem Stylo-pharyngeus in die Wand des Schlundkopfes ein. Das abnorme Platysma-Bündel selbst endigt im Längsverlaufe in der seitlichen und hinteren Pharynx-Wand. Seine Gesamtlänge vom Ursprunge bis zur Anlagerung an den Stylo-pharyngeus beträgt nicht weniger als 12 cm.

Der abnorme Muskel stellt eine Art von Platysma-pharyngeus dar. Er zeigt keinerlei Gemeinschaft mit dem Stylo-hyoideus und mit dem hinteren Biventer-Bauche. Indessen gibt sich eine engere Beziehung zum Stylo-pharyngeus zu erkennen: erstens durch die gleiche Lage zum Nervus glosso-pharyngeus, zweitens durch den übereinstimmenden Verlauf bis an die Pharynx-Wand, drittens durch die gemeinsame Längsausstrahlung in derselben.

Die Zugehörigkeit zum Gebiete des Nervus glosso-pharyngeus, durch die Innervation allerdings nicht unzweifelhaft festgestellt, ist aus dem Gesamtverhalten zu entnehmen.

3. Beiderseitiges Verhalten. Beurteilung.

Der abnorme Platysma-Teil geht beiderseits unweit von der oberen Nackenlinie des Schädels und der Medianlinie aus. Er senkt sich auf beiden Körperhälften in nahezu gleicher Höhe vom Vorderrande des Sterno-cleido-mastoideus aus in die Tiefe ein. In ihr findet rechts und links eine verschiedene Verbindung statt, rechts mit dem hinteren Biventer-Bauch, links mit der Pharynx-Wand.

Als Teil des weit auf den Nacken ausgedehnten Platysma wurde das abnorme Gebilde beiderseits dargestellt und erst bei weiterschreitender Präparation in seiner Eigenartigkeit erkannt.

Rechts liegt für den abnormen Muskel die Zugehörigkeit zum Facialis-, links zum Glosso-pharyngeus-Gebiete vor.

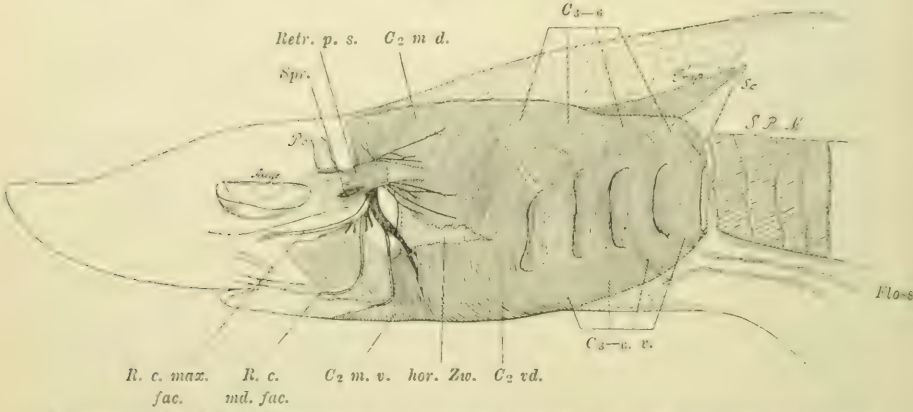
Das Platysma enthält im vorliegenden Falle also geringe Mengen von Glosso-pharyngeus-Elementen. Ob solche auch dem normalen menschlichen Platysma zukommen, ist nicht bekannt.

Facialis- und Glosso-pharyngeus-Bündel des Platysma gehen beiderseits von einander nahezu entsprechenden Stellen des Nackens aus. Sie werden daher in der Kombination des beiderseitigen Verhaltens nur im engsten Anschluß aneinander vorzustellen sein. Das gemeinsame Eindringen in die Tiefe bringt sie durch den

Übergang in die Muskulatur des 2. und des 3. Schlundbogens auch hier in nächste gegenseitige Berührung.

Nun schließen oberflächliche, dorsale Lagen beider Muskelgebiete bei Fischen und Amphibien noch auf das allerengste aneinander, obschon bei letzteren bereits eine teilweise hochgradige Verschiebung beider oberflächlicher Muskellagen gegeneinander eingeleitet ist. Die Fig. 3 zeigt die Einheitlichkeit der Muskelplatte, wie sie bei einem Hai (*Acanthias*) sich darstellt. Die einheitliche Platte breitet sich zwischen Schädel und Schultergürtel von der dorsalen bis zur ventralen Körperwand aus. Sie ist durch

Fig. 3.



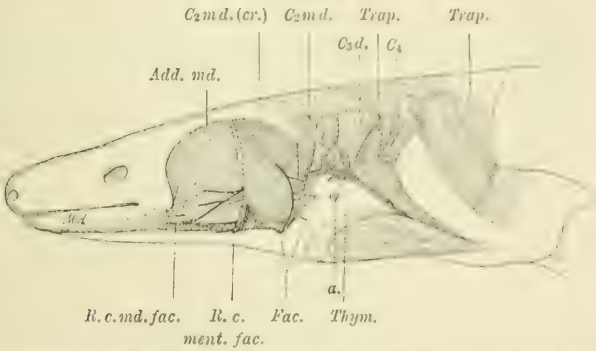
Seitenansicht der Schädel-Kiemengegend von *Acanthias vulgaris*. 2/3. Der Konstriktor der Schlundbogen setzt sich aus fünf Teilstücken (C_{2-6}) zusammen, von denen C_2 dem Gebiete des Nervus facialis, C_3 dem des N. glosso-pharyngeus zugehört. Der Dorsalabschnitt der Muskelplatte ist geschlossen, wenn schon er in Segmente zerlegt ist. Er bedeckt den Trapezius.

die Kiemenspalten und durch von diesen ausgehende Scheidewände segmentiert. Das vorderste Teilstück (C_2) ist vom Facialis, das 2. (C_3) vom Glosso-pharyngeus und die folgenden Stücke ($C_4 - C_6$) sind vom Vagus versorgt.

Bei urodelen Amphibien ist eine Trennung der Muskelplatte in die den einzelnen Schlundbogen zugehörigen Abschnitte erfolgt. Diese schließen bei *Cryptobranchus* dorsal noch aneinander, trennen sich ventralwärts bei ihrem Verlaufe zu den tiefer gelegenen Skeletteilen (Fig. 4). Facialis-Glosso-pharyngeus-Gebiete ($C_2 + C_3$) grenzen also immer noch aneinander. Bei andern Formen hat das Facialis-Gebiet (C_2) an Ausbreitung gewonnen und sich als oberflächliche Schichte weit caudalwärts über die Muskulatur des 3. Schlundbogens (C_3) verschoben. Immerhin ist zwischen Schädel und Gliedmaße

die einheitliche Muskelplatte dorsal auch hier noch erhalten; sie ist aber geschichtet. Ein derartiges Verhalten findet sich bei *Menopoma*

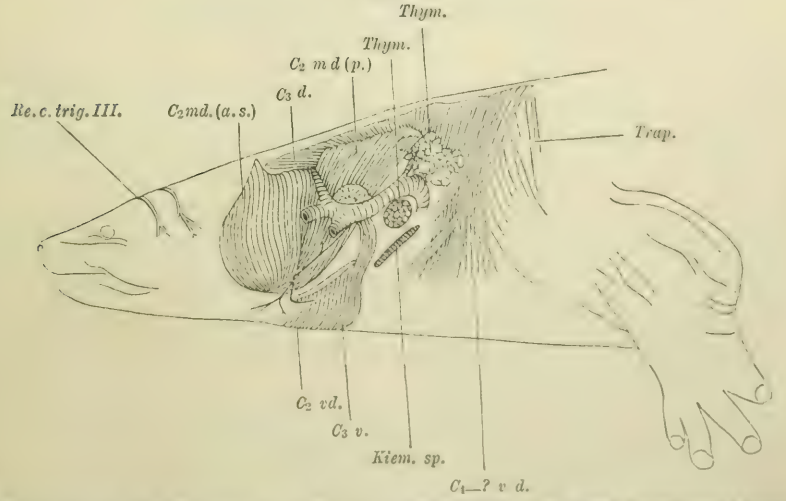
Fig. 4.



Seitenansicht der Kopf-Halsgegend von *Cryptobranchus japonicus*. 1/2. Der Konstriktor der Schlundbogen (C_{2-4}) ist in seine Komponenten zerlegt, welche dorsal noch aneinander angeschlossen, ventral jedoch getrennt sind. Die Muskulatur des 2. Schlundbogens (C_2) ist von der des 3. Bogens (C_3) eine kleine Strecke weit überlagert.

der Fig. 5, auf der eine oberflächliche, dorsale Schichte der Hyoid-Muskulatur abgetragen worden ist, um deren tiefe Schichte in der Lagebeziehung zum Glosso-pharyngeus-Gebiete hervortreten zu lassen.

Fig. 5.



Seitenansicht der Kopf-Halsgegend von *Menopoma alleghaniensis*. 4/5. Eine oberflächliche Schichte der Hyoidbogen-Muskulatur (C_2) ist entfernt worden, um die gegenseitige Lagerung der tieferen Schichte zur Muskulatur des 3. (C_3) und 4. (C_4) Schlundbogens hervortreten zu lassen.

Ähnliche Einrichtungen können bei Reptilien erhalten sein. Sie lassen sich stets vom Zustande eines geschlossenen Konstrictor-Systems der Schlundspaltengegend bei den Haien herleiten.

Die bei Säugetieren oberflächlich von der Nackengegend ausgehenden Bündel, welche dem Facialis-Gebiete zugehören und als Teile des normalen Platysma auftreten, sind denen bei Fischen und Amphibien gleichwertig. Die abnormerweise aus dem Glossopharyngeus-Gebiete erhalten gebliebenen dorsalen Ursprungsbündel haben eine gleichwertige Beurteilung zu erfahren, ebenso alle diejenigen Faserbündel, welche dorsal eine oberflächliche Lage bewahrt haben, ventralwärts aber in die Tiefe dringen.

Der Überrest eines derartigen Anschlusses von oberflächlichen Lagen beider Muskelgebiete hat sich auf Fig. 1 und 2 in letzten Andeutungen beim Menschen erhalten. Der beiderseitige Zustand deutet daher auf niedere Einrichtungen bei Vertebraten zurück. Aus ihm erklärt sich in diesem Falle die Doppelnatur des Platysma.

Der Zusammenhang oberflächlicher und tiefer Bündel der Muskulatur ist für beide Schlundbogen in gleicher Weise auf das primitive Verhalten bei Fischen und Amphibien beziehbar. So können Platysma-Bündel zum Hyoid gelangen, oder mit der Pharynx-Muskulatur sich vereinigen, entweder zur 2. oder zur 3. Schlundbogen-Muskulatur gehörend.

4. Einschlägige frühere Beobachtungen.

a) Facialis-Gebiet. Le Double[1] hat, wie dies vor ihm L. Testut[2] in seinem wertvollen Sammelwerke ausgeführt hat, eine Reihe von Abweichungen am hinteren Bauche des Biventer mandibulae zusammengetragen, an welche der vorliegende Fall sich anschließt. Es kommen hier zunächst nur diejenigen Befunde mit einer Ausdehnung von Ursprungsbündeln des Biventer mandibulae auf den Warzenfortsatz und längs der oberen Nackenlinie bis zur Protuberantia occipitalis externa in Betracht. In diesen Varietäten tritt die ursprüngliche oberflächliche Lage des Muskels wieder in die Erscheinung, wie sie bei Fischen, Amphibien (Fig. 4) und bei Reptilien noch die Regel zu sein scheint.

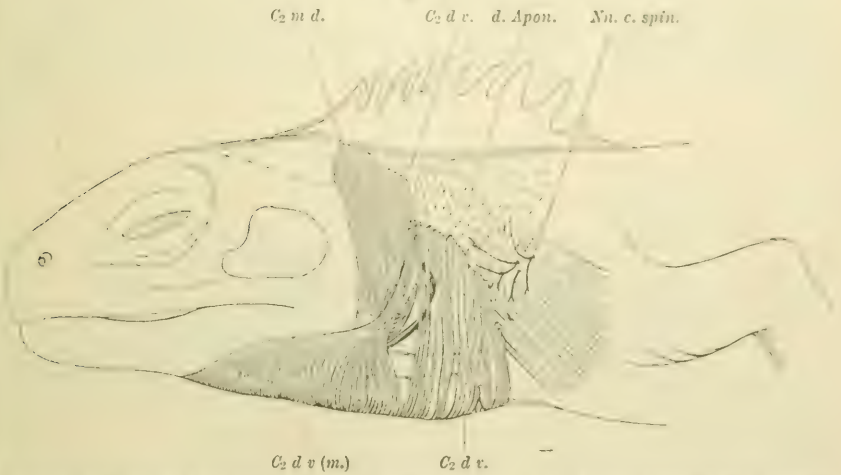
Der aus einem gleichen Bildungsmaterial wie der hintere Biventer-Kopf des Menschen hervorgegangene Muskel heftet sich bei diesen niederen Vertebraten am Unterkiefer fest und wirkt als Depressor mandibulae. Er ist noch kein Teil eines zweibäuchigen Muskels, welcher nur bei Säugetieren angetroffen wird. Bei

[1] Traité des variations du système musculaire de l'homme. T. I. Paris 1897. p. 118.

[2] Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris 1884. T. I. p. 290.

Hatteria punctata (Fig. 6, z. B. nimmt er eine rein oberflächliche Lage ein ($C_2\ m.d.$). Ihm fügt sich caudalwärts die zum Platysma der Säugetiere sich umbildende, oberflächliche Lage der Hyoid-Muskulatur an ($C_2\ d.v.$). Bei *Varanus bivittatus* (Fig. 7 hat sich der Depressor mandibulae ($C_2\ m.d.$) von der oberflächlichen Platysma-Lage abgeschichtet und ist von ihr größtenteils bedeckt. Der Depressor mandibulae bewahrt seinen dorsalen oberflächlichen Ursprung auf dem Trapezius und dehnt sich vom Schädel weit nach hinten

Fig. 6.



Seitliche Ansicht der Kopf-Halsgegend von *Hatteria punctata*. 4/5. An den hinteren Rand des oberflächlich am Nacken entspringenden Depressor mandibulae ($C_2\ m\ d.$) schließt sich unmittelbar der oberflächliche Zungenbogen-Muskel ($C_2\ d\ v$) an.

aus, wobei es an ihm zur Schichtenbildung kommt. Diese ist durch eine ausgedehnte Anheftung an der Mandibula zustandegekommen.

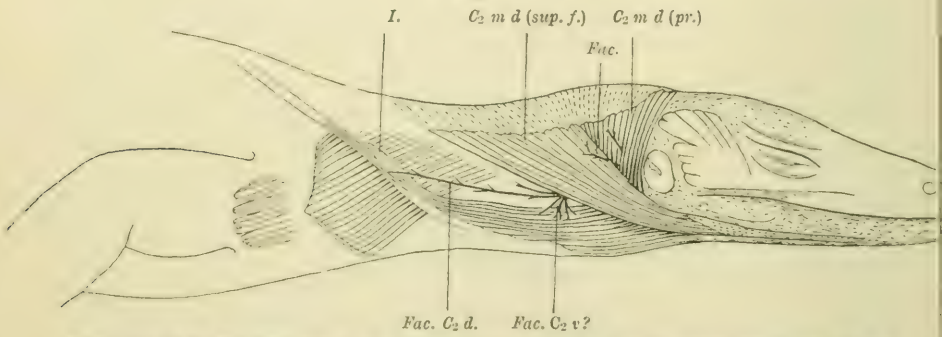
Unter den Säugetieren kann die oberflächliche Ursprungsportion eines »hinteren Biventerkopfes« erhalten sein, vom Occipitale in der Nähe der oberen Nackenlinie oder vom Warzenteile des Schläfenbeines ausgehen.

Diejenigen menschlichen Varietäten nun, bei welchen überzählige, oberflächliche Bündellagen mit dem hinteren Biventer-Kopfe oder dem Stylo-hyoideus in der Nähe des Zungenbeines sich verbinden, an letzterem ähnlich wie der Biventer-Kopf angeheftet, oder aber in dessen Nähe geendigt sind, können zu den Stylo-hyoideus-Biventer-Anomalien mit Fug und Recht gezählt werden. Der auf Fig. 1 dargestellte Befund gehört hierher, und zwar auf Grund der Vereinigung des abnormen Muskels mit dem hinteren Biventer-

Bauche und dem Zungenbeine. Wegen der Einfügung des oberflächlichen Nackenursprungs in die Bündel des Platysma kann er aber mit gleichem Rechte als eine Varietät von diesem ausgegeben werden. Er bildet eben eine Brücke zwischen beiden.

Ein dem hinteren Biventer-Abschnitte angehöriger Muskel ist von J. P. Perrin[1] beschrieben und abgebildet worden. Eine Wiedergabe findet sich auf Fig. 8. Der nur links vorhandene, schlanke Muskel geht an der oberen Nackenlinie hinter dem Processus mastoides aus. Die Anheftung liegt am Hyoid-Körper im unmittelbaren Anschlusse an ein selbständig zum Hyoid ziehendes Bündel des Biventer mandibulae. Gegen die dem Muskel durch Le Double gegebene Deutung ist nichts einzuwenden. Ein Stylo-hyoideus wurde

Fig. 7.



Seitenansicht der Kopf-Halsgegend von *Varanus bivittatus*. 4/5. Der Depressor mandibulae (C_2 m d) bildet eine vom oberflächlichen Platysma bedeckte Schichte. Er ist in zwei Lagen gesondert. Beide entstehen aus der Nacken-Fascie, vom Schädel aus weit caudalwärts reichend. Das Platysma ist entfernt.

vermißt. Dieser Umstand legt den Gedanken nahe, das abnorme Bündel in nähere Beziehung mit ihm zu bringen, was Perrin auch getan hat. Eine Entscheidung zu treffen, welche von diesen sich nahestehenden Ansichten die richtige sei, halte ich beim Mangel eines genügenden Vergleichsmateriales z. Z. nicht für möglich. Stylo-hyoideus und hinterer Biventer-Teil sind zu eng verwandte Glieder.

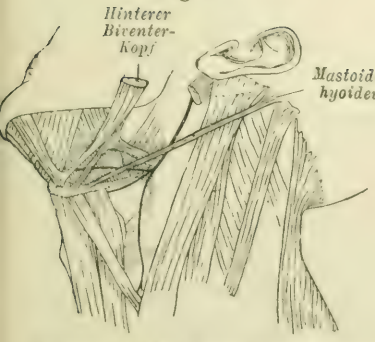
J. B. Perrin[1] beschreibt fernerhin einen beiderseits in der Nähe der Protuberantia occipitalis externa entspringenden Muskel, welcher am Körper, am großen und kleinen Horn des Zungenbeins sich anheftet, außerdem in eine Fascie über dem Constrictor

[1] Perrin, J. B. On a peculiar additional digastric muscle. Journal of Anatomy and Physiology. 1871. Vol. V. pag. 251—256.

pharyngeus medius übergeht. Die Figur 9 gibt die für uns in Betracht kommenden Verhältnisse wieder. In der Nähe des Hyoids liegt der Muskel der Innenfläche des Hyo-glossus an. Eine unmittelbare Verbindung mit dem Biventer mandibulae besteht nicht. Der Muskel besitzt daher im Ursprunge Eigenschaften des Platysma, in der Insertion solche der tiefen Facialis-Muskulatur, zu welcher unter andern ja auch der hintere Biventer-Kopf gehört.

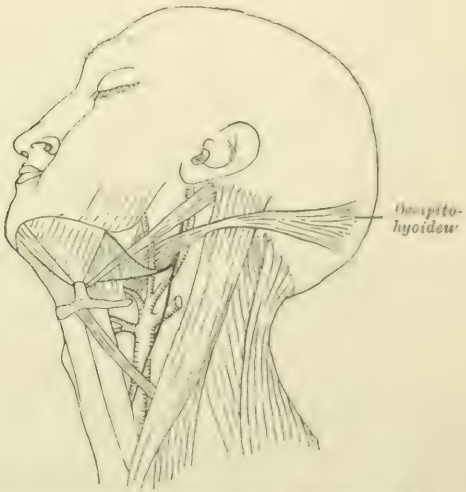
Perrin beobachtete einen ähnlichen Fall an der rechten Seite einer Frau. Die Anheftungsstelle bildete das große Horn des

Fig. 8.



Seitenansicht der Nacken-Halsgegend. Abnormer Muskel mit Ursprung hinter dem Processus mastoides und Anheftung am Hyoid-Körper. Nach J. B. Perrin (1871. S. 253).

Fig. 9.



Seitenansicht von Kopf-Halsgegend. Abnormer Muskel mit Ursprung in der Nähe der Protuber. occipit. ext. und Anheftung an den Hörnern des Hyoids. Nach J. B. Perrin (1871. S. 251.

Zungenbeines (1871, S. 252). Der Muskel besaß also Beziehungen zum Skelet des 3. Schlundbogens. Es ist nicht zu entscheiden, ob er dem Facialis- oder dem Glosso-pharyngeus-Gebiete zugehöre.

Perrin (l. c. S. 255) vergleicht die angeführten Fälle sowie einen vierten Zustand, welcher aber in diese Reihe gar nicht gehört, mit dem in verschiedene Portionen aufgelösten Stylo-hyoideus der Vögel, unter Hinweis auf den Tatbestand bei *Psittacus erythacus*. Es ist aus vielen Gründen unzulässig, diese menschlichen Varietäten als gleichwertig mit den sehr spezialisierten Muskeln der Vögel auszugeben.

b) Glosso-pharyngeus-Gebiet. In die Reihe von Anomalien

im Muskelgebiete des 3. Schlundbogens gehört ein durch S. A. West[1] beschriebener Fall. Der Muskel besteht beiderseits. Der linke entspringt unter der Nackenlinie des Occipitale auf dem Trapezius. Nach horizontalem Verlaufe senkt er sich am Vorderrande des Sterno-cleido-mastoideus, wo er sehnig unterbrochen ist, in die Tiefe ein. Er gelangt zur Außenfläche des Stylo-pharyngeus und schiebt sich dann zwischen Constrictor pharyngis superior et medius ein. Bedeckt vom Constrictor pharyngis medius verschmilzt er mit den Elementen des Constrictor pharyngeus inferior an dessen Dorsalwand. Einige Bündel kreuzen sich sogar mit denen des Partners und des anderseitigen Constrictor pharyngis inferior.

Der auf Fig. 2 abgebildete Befund gleicht dem von West beschriebenen durch den Übergang des ganzen Muskels in die Wand des Schlundkopfes. Hierdurch ist jegliche innere Beziehung zum hinteren Biventer-Abschnitte aufgehoben. Der Muskel gehört einem weiter caudal gelegenen Segmente an. West fand den rechtsseitigen Muskel desselben Objektes gleich geordnet, nur schwächer entwickelt.

Bovero[2] berichtet ebenfalls von einem von der Nackengegend ausgehenden und zum Stylo-pharyngeus und Constrictor superior pharyngis übergehenden Muskel. Derselbe wird also dem 3. Schlundbogen zugehört haben müssen.

John Curnow[3] beschreibt als einen Occipito-hyoideus, als eine Abweichung des Digastricus, einen von der oberflächlichen Fascie des Splenius capitis ausgehenden Muskel, welcher, vom Platysma bedeckt, den Sterno-cleido-mastoideus kreuzt, um dann zwischen Hyoid und der Scheide der Carotis sich zu verlieren. In einem andern Falle ging ein Muskelstreifen an der Grenze von Bauch und Ursprungssehne des Digastricus aus, verlief caudal-medianwärts über die Mm. styloidei und den Constrictor pharyngeus medius und verschmolz mit dem oberen Rande des Constr. phar. inferior, lateral vom Schildknorpel.

Läßt sich der 1. Fall Curnows nur schwer beurteilen, so ist der 2. durch den Verband mit der Schlundkopf-Muskulatur wohl in die Reihe *b* einzuordnen.

---

[1] A Peculiar Digastric Muscle. A Variety of the Occipito-Hyoid. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VIII. 1874. pag. 150—151.

[2] Monitore zoologico ital. 1895. p. 6.

[3] Notes on some Muscular Irregularities. Journ. of Anat. and Phys. Vol. VIII. 1874 pag. 379.

c) Facialis und Glosso-pharyngeus-Gebiet. Die von M. Flesch[1] und Le Double beobachteten Fälle verraten eine Doppelnatur bezüglich ihrer Zusammensetzung dadurch, daß die am Nacken entstehenden Muskeln sowohl zur Zwischensehne des Biventer mandibulae als auch zum Constrictor pharyngis superior et medius gelangen. Le Double hat einen Ast des Facialis zum Muskel verfolgen können. Wenn ein Glosso-pharyngeus in der Tat gefehlt hat, so muß eine Ausdehnung des Muskels in das Gebiet des 3. Schlundbogens angenommen werden. Nachträglich kann darüber nicht entschieden werden.

Der von Flesch beobachtete Muskel ging vom Occipitale in der Nähe des Trapezius-Ursprunges aus. Aus einer 3 cm langen Sehne setzte sich erst ein 4 mm breites Muskelband fort, welches in einen vorderen und einen hinteren Zipfel sich teilte. Der hintere pharyngeale lagerte dorsal von den Ästen der Carotis externa, was auch in den Perrinschen Fällen ausgesprochen war (vgl. Fig. 9).

Der Muskel war ein Occipito-hyoideo-pharyngeus.

Die Beurteilung der verschiedenen Varietäten als solche des hinteren Bauches des Biventer mandibulae, wozu sie West, Curnow, Le Double zählen, ist zu eng gefaßt. Auch als Bildungen des Stylo-hyoideus, wofür sie Perrin hält, können sie nach unsern Ausführungen nicht mehr gedeutet werden. Auch durch Humphry[2], welcher die Varietäten sowohl dem Stylo-hyoideus als auch dem Digastricus zuspricht, ist die Frage nach deren Herkunft und Bedeutung nicht endgültig beantwortet worden.

Die menschlichen Varietäten, welche als eng zusammengehörig hier behandelt worden sind, lassen sich in ihrem morphologischen Verhalten ohne weiteres verstehen, sobald man sie auf einen Constrictor arcuum visceralium der Haie und auf die Umwandlungen bezieht, welchen ein solch primitiver Schlundbogen-Muskel bei Amphibien und höheren Vertebraten unterworfen gewesen ist. Sie können sich dann als Abweichungen des Biventer mandibulae, des Stylo-hyoideus oder der Pharynx-Muskulatur manifestieren. Soweit sie einen oberflächlichen Nackenursprung bewahrt haben, können sie aber auch zu Sonderzuständen des Platysma werden. Wozu man sie

[1] Varitäten-Beobachtungen. Würzburger Verhandlungen. aus dem Präpariersaale zu Würzburg. Neue Folge. XIII. 1879.

[2] British Med. Journ. June. T. I. p. 695. 1873.

im Einzelfalle rechnen solle, hängt von den hervorstechenden Eigenschaften des Befundes ab. In den Fällen der Fig. 1 und 2 traten die Einordnungen der Nackenbündel in die des Platysma in den Vordergrund. Dieser Umstand rechtfertigt es, die Varietäten dem letzteren zuzuzählen. Man kann sie mit gutem Rechte aber auch zu denen des hinteren Bauchteiles und der Pharynx-Muskulatur stellen.

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH

EINUNDVIERZIGSTER BAND

ERSTES UND ZWEITES HEFT

MIT 119 FIGUREN IM TEXT UND 4 TAFELN

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1910

Ausgegeben am 17. Mai 1910

Inhalt

Seite

[illegible] Grenzen der Pleura-Säcke der Affen und des Menschen. (Mit [illegible] Figuren im Text) 1

[illegible] Beobachtungen über das Relief der Hirnwindungen und Hirnvenen am Schädel, über die Venae cerebri und die Pacchionischen Granulationen bei den Primaten. (Mit 16 Figuren im Text und Tafel I) 110

Erna Glaesmer. Die Beugemuskeln am Unterschenkel und Fuß bei den Marsupialia, Insectivora, Edentata, Prosimiae und Simiae. (Mit 36 Figuren im Text und Tafel II—IV) 149

Georg Ruge. Neue Mitteilungen über die Sternalis-Frage. (Mit 1 Figur im Text) 337

Mitteilung.

Beiträge für das Morphologische Jahrbuch bitten wir an Herrn **Prof. Georg Ruge** in Zürich-Oberstraß einzusenden. Im Interesse einer raschen und sichern Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschaltungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des im Morph. Jahrbuch üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Als **Textfiguren** bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrücke unberechnet, eine größere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten.

Der Herausgeber
Georg Ruge.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße

Unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation

von

Professor Dr. Albert Oppel

in Halle a. S.

Mit einer Originalbeigabe von

Professor W. Roux

enthaltend seine

Theorie der Gestaltung der Blutgefäße, einschließlich des Kollateralkreislaufs

11 Bogen gr. 8. Geheftet ℳ 4.40

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH

EINUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 94 FIGUREN IM TEXT UND 5 TAFELN

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1910

Inhalt

Seite

Untersuchungen über den Bau der männlichen Geschlechts- [illegible] der Beuteltiere. (Mit 52 Figuren im Text und Tafel V u. VI) 347

Brock, Entwicklung und Bau des Urogenital-Apparates der [illegible] und dessen Verhältnis zu diesen Organen andrer Säuger und niederer Wirbeltiere. (Mit 7 Figuren im Text und Tafel VII) . . . 437

[illegible]. Die Kopfregion der Amnioten. Morphogenetische Studien. 5. Fortsetzung) 469

Karl Thäter, Das Munddach der Schlangen und Schildkröten. Mit 35 Figuren im Text und Tafel VIII und IX) . . . 471

Mitteilung.

Beiträge für das Morphologische Jahrbuch bitten wir an Herrn **Prof. Georg Ruge** in Zürich-Oberstraß einzusenden. Im Interesse einer raschen und sichern Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschaltungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des im Morph. Jahrbuch üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Als **Textfiguren** bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrücke unberechnet, eine größere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten. Auf besonderen Wunsch werden die Separate vor Erscheinen des betr. Heftes abgegeben.

Der Herausgeber
Georg Ruge.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Anthropogenie

oder

Entwickelungsgeschichte des Menschen

Keimes- und Stammesgeschichte

von

Ernst Haeckel

Sechste verbesserte Auflage

Zwei Teile

Erster Teil: Keimesgeschichte oder Ontogenie
Zweiter Teil: Stammesgeschichte oder Phylogenie

Mit 30 Tafeln, 512 Textfiguren und 60 genetischen Tabellen
In zwei Leinenbänden ℳ 20.—; In zwei Halbfranzbänden ℳ 24.—

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

HERAUSGEGEBEN

VON

GEORG RUGE
PROFESSOR IN ZÜRICH

EINUNDVIERZIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 112 FIGUREN IM TEXT UND 5 TAFELN

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1910

Ausgegeben am 11. Oktober 1910

Inhalt

Seite

[illegible] des Haut-Rumpf-Muskels in der Achselgegend des Menschen — »Achselbogen«. Mit 2 Figuren im Text 519

[illegible] Über die Beteiligung des Musculus latissimus dorsi an Achselbogenbildungen beim Menschen. Mit 8 Figuren im Text 539

O. P. Frets, Etudes sur les variétés de la colonne vertébrale. Avec 4 Figures dans le texte et Planche X et XI. 558

W. J[illegible], Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. Mit 22 Figuren im Text 577

A. Fleischmann, Die Kopfregion der Amnioten. Morphogenetische Studien. (6. Fortsetzung) 615

E. H. Pohlmann, Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes. Mit 40 Figuren im Text und Tafel XII—XIV 617

A. Fleischmann, Über den Begriff »Gaumen«. Kritische Betrachtungen. Mit 27 Figuren im Text. 681

Georg Ruge, Verbindungen des Platysma mit der tiefen Muskulatur des Halses beim Menschen. Mit 9 Figuren im Text 708

Mitteilung.

Beiträge für das Morphologische Jahrbuch bitten wir an Herrn **Prof. Georg Ruge** in Zürich-Oberstraß einzusenden. Im Interesse einer raschen und sichern Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschaltungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des im Morph. Jahrbuch üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Als **Textfiguren** bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrücke unberechnet, eine größere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten. Auf besonderen Wunsch werden die Separate vor Erscheinen des betr. Heftes abgegeben.

Der Herausgeber
Georg Ruge.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Wichtige Preisherabsetzung

Lehrbuch der Zoologie

von

Dr. Alexander Goette
ord. Professor der Zoologie an der Universität Straßburg i. E.

Mit 512 Abbildungen im Text. 32 Bogen gr. 8

Geheftet statt ℳ 12—. ℳ 9.—; gebunden statt ℳ 13.— ℳ 10.—

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Archiv für Zellforschung

Unter Mitwirkung
namhafter Gelehrter des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. Richard Goldschmidt
Professor an der Universität München

Fünfter Band, 1. Heft

Inhalt:

Kristine Bonnevie, Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. (Mit 4 Fig. im Text u. Taf. I—III.) — **Hermann Matscheck,** Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. (Mit 30 Fig. im Text u. Taf. IV—VIII. — **Thos H. Montgomery, jr.,** On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of Euschistus, with Reference to Chromosomal Continuity. (With 1 figure in the text and plates IX and X.) — **Al Mrázek,** Degenerationserscheinungen an Muskelzellen der Annulaten. (Mit 1 Fig. im Text. — **Katharine Foot and E. C. Strobell,** Pseudo-Reduction in the Oögenesis of Allolobophora foetida. (With 1 figure in the text and plates XI and XII.) — Referate: **E. Meirowsky,** Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und des Auges. *(Hueck.)* — **Mich. F. Guyer,** The Spermatogenesis of the Domestic Guinea *(Numida meleagris dom.) (P. Buchner.)* — **Mich. F. Guyer,** The Spermatogenesis of the Domestic Chicken *(Gallus gallus dom.) (P. Buchner.)* — **Victor Grégoire,** La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le »Primärtypus«. *(P. Buchner.)* — **F. A. Janssens et J. Willems,** Spermatogenèse dans les batraciens. *(P. Buchner.)* — **Willy Deton,** L'étape synaptique dans l'ovogenèse du Thysanozoon Brochii. *(P. Buchner.)* — **Paul Debaisieux,** Les débuts de l'ovogenèse dans le Dytiscus marginalis. *(P. Buchner.)* — **C. Golgi,** Sur une fine particularité de structure de l'epithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vertébres. *(P. Buchner.)* — **P. Morawitz,** Über Oxydationsprozesse im Blut. *(Strohl.)*

11 Bogen 8. Geheftet ℳ 16.—

Fünfter Band, 2. Heft

Inhalt:

Achille Russo, Sui mutamenti che subiscono i mitocondri ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di Coniglia in diversi periodi di inanizione. (Con 3 Figure nel testo e Tavola XIII.) — **Leopoldo Granata,** Le cinesi spermatogenetiche di Pamphagus marmoratus Burm. (Con una figura nel testo e le tavole XIV—XVI.) — **Paul Buchner,** Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. (Mit 23 Figuren im Text.) — **J. F. Mc Clendon,** Further studies on the Gametogenesis of Pandarus sinuatus. Say. With 1 Figure in the text and plate XVII.) — **C. Ciaccio,** Contributo alla distribuzione ed alla fisio-patologia cellulare dei lipoidi. (Con Tavole XVIII—XX.)

11 Bogen 8. Geheftet ℳ 20.—

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Soeben ist erschienen:

Natur-Geist-Technik

Ausgewählte Reden, Vorträge und Essays

von

Julius Wiesner

Mit 7 Textfiguren

17½ Bogen 8. Geh. ℳ 11.40; in Leinen geb. ℳ 12.60

Anthropogenie

oder

Entwickelungsgeschichte des Menschen

Keimes- und Stammesgeschichte

von

Ernst Haeckel

Sechste verbesserte Auflage

Zwei Teile

Erster Teil: Keimesgeschichte oder Ontogenie
Zweiter Teil: Stammesgeschichte oder Phylogenie

Mit 30 Tafeln, 512 Textfiguren und 60 genetischen Tabellen
In zwei Leinenbänden ℳ 20.—; In zwei Halbfranzbänden ℳ 24.—

In Kürze erscheint:

Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie

von

Eugen Schultz

Privatdozent der Universität St. Petersburg

16 Bogen. 8. Geh. ℳ 4.—; in Leinen geb. ℳ 5.—

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

VERLAG von WILHELM ENGELMANN in LEIPZIG

Die Süßwasserfische von Mittel-Europa

herausgegeben von

WILHELM GROTE (†), Barmen

bearbeitet von

Professor Dr. **CARL VOGT (†), Genf**

Prof. Dr. **BRUNO HOFER, München**

Zwei Bände	Preis M. 300.—

Das vorliegende, seit 2 Jahrzehnten in Arbeit befindliche Werk, welches auf streng fachwissenschaftlicher Forschung beruht, ist nicht nur für alle Interessenten der Fischerei, den wirtschaftlichen und praktischen Fischzüchter, sondern auch für den speziellen Fischkenner und Zoologen bestimmt. Der Inhalt besteht aus zwei Teilen:

Teil I: Beschreibender Text (Format 22×28 cm) von (XXIV)+558 Seiten mit 292 Abbildungen, enthaltend Anatomie, Biologie, Schutz, Vermehrung und Zucht der Fische, Fischkrankheiten, Systematik und Lebensgewohnheiten der einzelnen Fische und die aus dem Ausland eingeführten Fische.

Teil II gibt in einem Atlas (Format 33×50 cm) auf 31 Tafeln **152 Fische, die in natürlichen Farben** chromolithographisch von Werner & Winter **meisterhaft dargestellt** sind.

Zwei Vorträge zur NATURPHILOSOPHIE

von

Dr. Hans Driesch
Heidelberg

I. Die logische Rechtfertigung der Lehre von der Eigengesetzlichkeit des Belebten

II. Über Aufgabe und Begriff der Naturphilosophie

III u. 38 S.
8. Geheftet ℳ —.80

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Archiv für Zellforschung

Unter Mitwirkung
namhafter Gelehrter des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. Richard Goldschmidt
Professor an der Universität München

Vierter Band, 4. Heft

Inhalt:

Stanislaw Maziarski, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. (Avec planches XXIV—XXVII. — **J. Duesberg,** Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. (Avec 10 figures dans le texte et planches XXVIII—XXX.) — **Max Dingler,** Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum.) (Mit 4 Fig. im Text u. Taf. XXXI—XXXIV.)

17 Bogen 8. Geheftet *M* 24.—

Fünfter Band, 1. Heft

Inhalt:

Kristine Bonnevie, Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. Mit 4 Fig. im Text u. Taf. I—III.) — **Hermann Matscheck,** Über Lireifung und Einlage bei Copepoden. (Mit 30 Fig. im Text u. Taf. IV—VIII.) — **Thos H. Montgomery, jr.,** On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of Euschistus, with Reference to Chromosomal Continuity. (With 1 figure in the text and plates IX and X. — **Al Mrázek,** Degenerationserscheinungen an Muskelzellen der Annulaten. (Mit 1 Fig. im Text.) — **Katharine Foot** and **E. C. Strobell,** Pseudo-Reduction in the Oögenesis of Allolobophora foetida. (With 1 figure in the text and plates XI and XII.) — **Referate:** E. Meirowsky, Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut und der Augen. (*Haeck.*) — **Mich. F. Guyer,** The Spermatogenesis of the Domestic Guinea. (*Numida meleagris dom. P. Buchner.*) — **Mich. F. Guyer,** The Spermatogenesis of the Domestic Chicken (*Gallus gallus dom.*) (*P. Buchner.* — **Victor Grégoire,** La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le »Primärtypus«. (*P. Buchner.*) — **F. A. Janssens** et **J. Willems,** Spermatogenèse dans les batraciens. (*P. Buchner.*) — **Willy Deton,** L'étape synaptique dans l'ovogenèse du Thysanozoon Brocchii. (*P. Buchner.*) — **Paul Debaisieux,** Les débuts de l'ovogenèse dans le Dytiscus marginalis. (*P. Buchner.* — **C. Golgi,** Sur une fine particularité de structure de l'intestin de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vertébrés. (*P. Buchner.*) — **P. Morawitz,** Über Oxydationsprozesse im Blut. (*Strohl.*)

11 Bogen 8. Geheftet *M* 16.—

Archiv für Zellforschung

Unter Mitwirkung
namhafter Gelehrter des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. Richard Goldschmidt
Professor an der Universität München

Vierter Band, 1. Heft

Inhalt:

Methodi Popoff, Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Mit 3 Fig. im Text u. Taf. I—II. — **Wilhelm Fries,** Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generationen von Artemia salina. (Mit Taf. III—V. — **R. Goldschmidt,** Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Mit 3 Fig. im Text und Taf. VI—IX. — **Alice M. Boring,** A small chromosome in Ascaris megalocephala. (With plate X. — **Th. Boveri,** Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. (Mit 2 Fig. im Text.) — **Theodor Moroff,** Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. (Ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns.) Mit 57 Fig. im Text.

10 Bogen 8. Geheftet ℳ 13.—

Vierter Band, 2. u. 3. Heft

Inhalt:

Max Jörgensen, Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen Syconen). (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XI—XV. — **H. E. Jordan,** A cytological study of the egg of Cumingia with special reference to the history of the chromosomes and the centrosome. With plates XVI—XVIII. — **M. v. Derschau,** Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle. (Mit 8 Fig. im Text.) — **Julius Schaxel,** Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidien bei Metazoen. (Mit 1 Fig. im Text u. Taf. XIX—XXI. — **Hubert Erhard,** Studien über Flimmerzellen. (Mit 16 Fig. im Text u. Taf. XXIII u. XXIV.)

19 Bogen 8. Geheftet ℳ 20.—

Vierter Band, 4. Heft

Inhalt:

Stanislaw Maziarski, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. (Avec planches XXIV—XXVII. — **J. Duesberg,** Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. (Avec 10 figures dans le texte et planches XXVIII—XXX. — **Max Dingler,** Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. Distomum lanceolatum). (Mit 4 Fig. im Text u. Taf. XXXI—XXXIV.

17 Bogen 8. Geheftet ℳ 24.—

VERLAG von WILHELM ENGELMANN in LEIPZIG

VII. Band. IV. Jahrg. (1910). Nr. XIV-2

"SCIENTIA"

Internationale Zeitschrift f. wissenschaftliche Synthese

Inhalt:

E. Mach, Die Leitgedanken meiner naturwissenschaftlichen Erkenntnislehre und ihre Aufnahme durch die Zeitgenossen. — (Les idées directrices de ma théorie de la connaissance dans les sciences naturelles et l'accueil qu'elles ont reçu des contemporains).

A. C. D. Crommelin, The origin and nature of comets. — (Origine et nature des comètes).

E. W. Maunder, The «Canals» of Mars. — (Les «Canaux» de Mars).

H. Bouasse, Développement historique des théories de la physique.

P. Lebedew, Die Druckkräfte des Lichtes. — (Les forces de pression de la lumière).

G. Galeotti, La dottrina degli anticorpi. — (L' état de nos connaissances sur les anticorps).

R. Semon, Die physiologischen Grundlagen der organischen Reproduktionsphaenomene. — (Les fondements physiologiques de phénomènes organiques de reproduction).

C. Emery, Il polimorfismo e la fondazione delle società negli insetti sociali. — (Le polymorphisme et la fondation des sociétés chez les insectes sociaux).

M. Hoernes, Die körperlichen Grundlagen der Kulturentwicklung. — (Les bases structurales du développement intellectuel).

F. Enriques, La filosofia positiva e la classificazione delle scienze. — (La philosophie positive et la classification des sciences).

Referate: F. Mentré. Cournot et la renaissance du probabilisme (**P. Boutroux**) — G. Hessemberg. K. Kaiser, L. Nelson. Abhandlungen der Fries'schen Schule (**E. De Michelis**) — Atti del IV Congresso internazionale dei Matematici (**A. F.**) — A. Righi. La materia radiante e i raggi magnetici (**L. Amaduzzi**) — H. Driesch. The science and philosophy of the organism (**E. S. Russell**) — R. M. Yerkes. The dancing mouse; a study in animal behavior (**G. Bohn**) — E. Meumann. Intelligenz und Wille (**A. Rey**) — M. Hoernes. Natur und Urgeschichte des Menschen (**V. Giuffrida-Ruggeri**) — F. Zizek. Die statistischen Mittelwerte; eine methodologische Untersuchung (**C. Bresciani-Turroni**) — G. Belot, A. Croiset, W. Monod, etc., Morales et religions (**G. Chatterton-Hill**).

Physische Rundschau: **Ch. Fabry** (Les données numériques de la spectroscopie).

Rechtliche Rundschau: **P. Bonfante** (Les nouvelles études du droit romain en Allemagne).

Geschichtliche Rundschau: **G. Bourgin** (Les études récentes d'histoire religieuse).

Revue der Zeitschriften. — Chronik.

BOLOGNA
NICOLA ZANICHELLI

LONDON — WILLIAMS AND NORGATE
PARIS — FÉLIX ALCAN
LEIPZIG — WILHELM ENGELMANN

Direktion: Milano, Via Aurelio Saffi, 11.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

ologisches Jahrbuch

59.06(43)N2

r's Name	39 Date Returned
	OCT 11 1989

Gegensbaurs Morphologisches Jahrbuch

vol. 41 1910 59.06(43)N2

AMNH LIBRARY
100130368